PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

41. BAND, 5. HEFT

MIT 27 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 8. JUNI 1953)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1953

Planta (Berl.)

Preis DM 18.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag
Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1

41. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 5. Heft

Seite

Haccius, B., Histogenetische Untersuchungen an Wurzelhaube und Kotyledonarscheide geophiler Keimpflanzen *(Podophyllum und Eranthis).* Mit 10 Textabbildungen 439

Bogen, H. J., und H. Prell, Messung nichtosmotischer Wasseraufnahme an plasmolysierten Protoplasten. Mit 3 Textabbildungen 459

Prell, H., Untersuchungen über die Aufnahme von Anelektrolyten in Zellen di- und polyploider Pflanzen. Mit 2 Textabbildungen 480

Drawert, H., Teratologische Erscheinungen an *Bryophyllum daigremontianum* Berger. Mit 5 Textabbildungen 509

Hanf, M., Verwachsungen an Laubblättern und in Kompositenköpfchen, verursacht durch wuchsstoffhaltige Unkrautbekämpfungsmittel. Mit 7 Textabbildungen 515

Planta, Bd. 41, S. 439—458 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Mainz.

HISTOGENETISCHE UNTERSUCHUNGEN AN WURZELHAUBE UND KOTYLEDONARSCHEIDE GEOPHILER KEIMPFLANZEN (*PODOPHYLLUM UND ERANTHIS*).

Von

BARBARA HACCIUS.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. Oktober 1952.)

Eine morphologisch-systematische Bearbeitung der einkeimblättrigen Umbelliferen (HACCIUS 1952) hat ergeben, daß in dieser Familie offenbar Monokotylie (8 Gattungen) ebenso wie die Ausbildung scheidig verwachsener Kotyledonen (*Chaerophyllum bulbosum*-Typ) stets mit einem ausgesprochen geophilen Verhalten der Keimlinge verbunden ist.

Geophil sind nach ARESCHONG (1895) „Pflanzen, welche ihre Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche anlegen". Von *geophilen Keimpflanzen* kann man also sprechen, wenn allein die Kotyledonen oder höchstens noch 1—2 Laubblätter über der Erde erscheinen, während die Sproßspitze wenigstens für die Dauer des Keimungsjahres im Schutze des Bodens verbleibt. SARGANT (1903) bezeichnet die Keimlinge *aller* Geophyten als „geophilous seedlings". Zweckmäßiger wäre es aber, diesen Ausdruck auf solche Keimpflanzen zu beschränken, die die oben angegebenen Merkmale aufweisen, denn wenn sich auch alle im engeren Sinn geophilen Keimlinge zu typischen Geophyten entwickeln, so gilt doch nicht die Umkehrung. Es gibt auch geophile Gewächse, wie z. B. viele Rübengeophyten, deren Keimlinge eine oberirdische Plumula ausbilden.

Bei den epigäisch keimenden Dikotylen werden in der überwiegenden Anzahl der Fälle Kotyledonen und Plumula durch Hypokotylstreckung über den Boden gehoben (Abb. 1, I), während bei den geophilen Keimpflanzen die Keimachse völlig gestaucht bleibt. Da aber die Keimblätter als die ersten Assimilationsorgane ans Licht gelangen müssen, wird die Hauptstreckungszone vom Hypokotyl in die gemeinsame Basis der Kotyledonen verlegt, die zu einer entsprechend langen Röhre auswächst (Abb. 1, II). Im Extremfall sitzen die Kotyledonarspreiten dieser sich stielartig über den Boden erhebenden Scheide direkt auf, während bei einer geringeren Ausdehnung der Verwachsungszone noch kurze freie Kotyledonarstiele entwickelt werden.

Zu einer Steigerung der Geophilie, also der Tieferlegung der Sproßspitze, kommt es z. B. bei den oben erwähnten Umbelliferenkeimlingen

dadurch, daß die Plumula nicht nur nicht über das Niveau des auskeimenden Samens hinausgehoben, sondern mit Hilfe des *positiv geotropisch sich verhaltenden unteren Teiles der Kotyledonarscheide* tiefer in den Boden hinabgeschoben wird (Abb. 1, III). Eine solche extreme Geophilie der Keimpflanzen finden wir außer bei den genannten Umbelliferen (HACCIUS) noch bei den monokotylen *Corydalis*-Arten, sowie bei einigen Ranunculaceen und Berberidaceen, die nach dem Muster von *Chaerophyllum bulbosum* keimen.

Im folgenden sollen am Beispiel von *Eranthis hiemalis* und *Podophyllum Emodi* die embryologisch-histogenetischen und anatomischen Besonderheiten untersucht werden, die mit dem positiv geotropischen Verhalten des basalen Teiles der Kotyledonarscheide verbunden sind.

Bedeutung der in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen: V = Sproßvegetationspunkt, W = Primärwurzel, WH = Wurzelhaube, $CSch$ = Kotyledonarscheide) (u = ihr unterer und o = ihr oberer Abschnitt), CSp = Kotyledonarspreiten, G = Grenze zwischen positiv und negativ geotropisch sich verhaltenden Teilen der Keimpflanze, $\rightarrow$ = Grenze zwischen Epidermis und Rhizodermis + Haubenzellen, Ep = Epidermis, Rh = Rhizodermis.

Hauptteil.

I. Die Keimung.

Wohl alle Autoren, die eine Aufzählung von Dikotylen mit auffallend langer Kotyledonarscheide gegeben haben [z. B. SARGANT (1902), VELENOVSKY (1905), SUESSENGUTH (1919) und WEISSE (1930)], verzeichnen unter anderen auch *Eranthis hiemalis* und *Podophyllum Emodi* bzw. *Podophyllum peltatum*[1]. Zudem gibt es auch eine ganze Anzahl von Schilderungen der Keimpflanzen und des Keimungsvorgangs [WYDLER (1859), IRMISCH (1860), BAILLON (1874), DICKSON (1886), WINKLER (1894)], STERCKX (1899), HOLM (1899 und 1908), SCHMID (1902), SARGANT (1902) und ARZT (1933). HILDEBRAND (1892) hat auch schon beobachtet, daß sich bei *Eranthis* die Plumula nach abgeschlossener Keimung tiefer im Boden befindet, als der Samen gelegen hatte. Auf die dieser Erscheinung zugrunde liegenden anatomisch-histogenetischen Verhältnisse ist jedoch keiner der genannten Autoren aufmerksam geworden.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Ranunculaceen wird beim Auskeimen zunächst der Wurzelpol des Embryos durch Streckung des Hypokotyls aus der Samenschale herausgeschoben, darauf folgt lebhaftes Wachstum der Radicula, welche sich positiv geotropisch in den Boden einbohrt, wobei die fortschreitende Verankerung der älteren Teile durch die nach einiger Zeit auswachsenden Wurzelhaare behilflich ist. Erst wenn das Würzelchen schon eine beträchtliche Länge erreicht hat, beginnt auch ein entsprechendes Wachstum der hypokotylen Achse,

[1] *Podophyllum peltatum* stimmt in der Embryomorphologie völlig mit *P. Emodi* überein, ein Unterschied macht sich erst bei der Weiterentwicklung der Plumula bemerkbar, deren erstes Blattorgan bei *P. peltatum* ein Niederblatt und bei *P. Emodi* ein Laubblatt ist.

wodurch Plumula und Kotyledonen schließlich aus den Samenhüllen gezogen und über die Erde gehoben werden (Abb. 1, I).

Die Grenze zwischen negativ und positiv geotropischem Verhalten (*G* in Abb. 1) fällt dann mit der allgemein als *Wurzelhals* bezeichneten

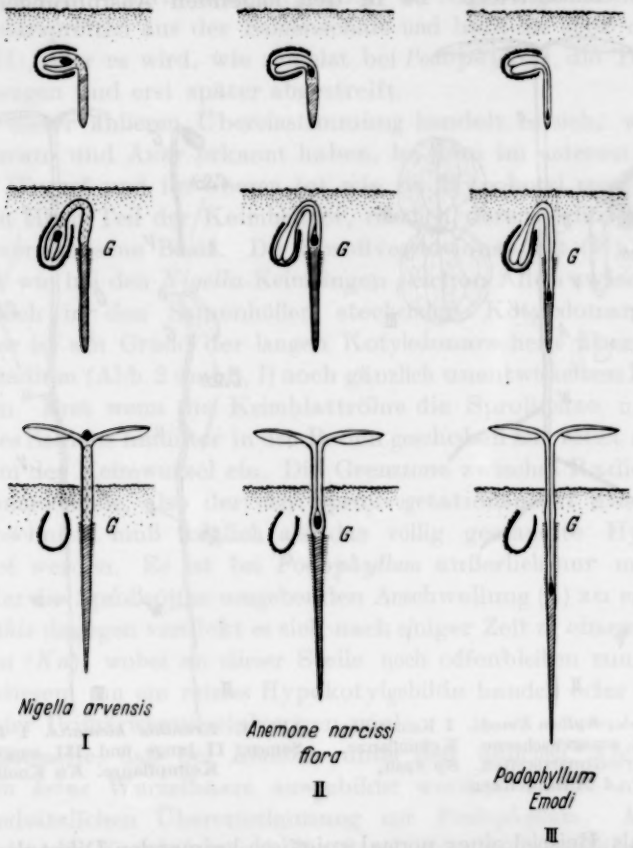

Abb. 1. Schematische Darstellung einer normalen Ranunculaceenkeimung mit epigäischer Plumula (I) und der beiden Formen geophiler Keimesentwicklung mit hypogäischer Plumula und mit mittel- bzw. extremlanger Kotyledenarscheide (II und III). Plumula schwarz, Kotyledonen weiß, Hypokotyl gestrichelt, Wurzel schraffiert.

Übergangszone zwischen Sproß und Wurzel zusammen. Aus dem geschilderten Keimungsverlauf wird verständlich, daß der Wurzelhals sich normalerweise etwa in der gleichen Tiefe im Boden befindet, in welcher der Samen, dem das Pflänzchen entstammt, gelegen hat. Am Wurzelhals beginnt auch die Ausbildung der *Wurzelhaare*, ein Zeichen dafür, daß an dieser Stelle die Differenzierung der Gewebe ihren Anfang nimmt, und zwar nicht nur in der Wurzel, wo die noch meristematische Streckungszone stets etwas hinter der Spitze zu suchen

ist, sondern auch im Hypokotyl, wo normalerweise die Gewebedifferenzierung ebenfalls am Wurzelhals beginnt und in Richtung auf die Plumula fortschreitet. HAVIS (1940) hat durch genaue Messungen am Hypokotyl von *Brassica*-Sämlingen das Weiterrücken der interkalaren Streckungszone in Richtung auf den Kotyledonarknoten hin überzeugend demonstriert. Da in den folgenden Ausführungen *Nigella*

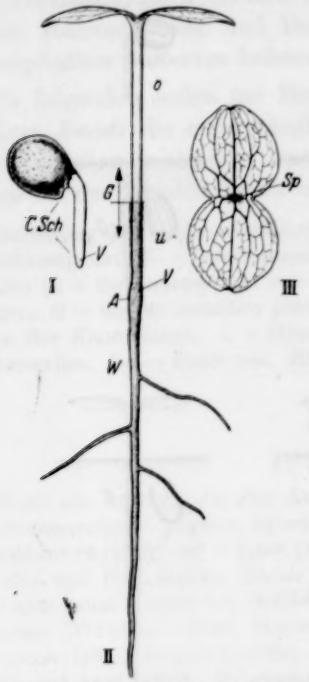

Abb. 2. *Podophyllum Emodi*. I Keimender Samen, II ausgewachsene Keimpflanze, III Kotyledonarspreiten. *Sp* Spalt, *A* Anschwellung.

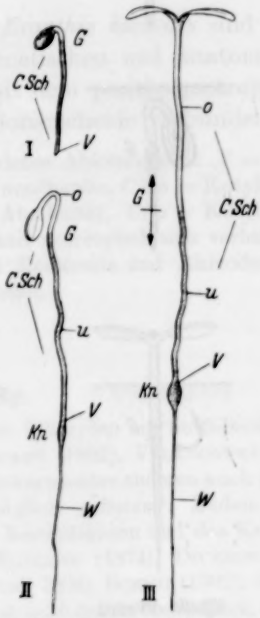

Abb. 3. *Eranthis hiemalis*. I Keimender Samen, II junge und III ausgewachsene Keimpflanze. *Kn* Knolle.

arvensis als Beispiel einer normal epigäisch keimenden Dikotylen herangezogen werden soll, sind entsprechende Messungen mit dem gleichen Ergebnis auch an *Nigella*-Keimpflanzen durchgeführt worden.

Eben auskeimende Samen von *Podophyllum* und *Eranthis* (Abb. 2, I und 3, I) gleichen denjenigen von *Nigella arvensis*, von den Größenunterschieden abgesehen, äußerlich vollkommen. Auch hier schiebt sich aus der Testa ein wie eine Keimwurzel aussehendes und von verschiedenen Autoren auch dafür gehaltenes Gebilde heraus und bohrt sich positiv geotropisch in den Boden ein. Wenn es eine gewisse Länge erreicht hat, erscheinen bei *Podophyllum* an seinem oberen Ende auch Wurzelhaare (Abb. 2, II), die sich in Richtung auf das Radicularende

hin vermehren. Dadurch wird eine dem Wurzelhals bei *Nigella* gleichende Zone markiert, die auch hier die positiv geotropisch sich verhaltenden Teile des Keimlings von den negativ geotropischen scheidet und etwa die Tiefenlage des Samens hat. Der oberhalb dieser Grenze (*G*) gelegene Abschnitt zieht — darin dem Hypokotyl bei *Nigella* gleichend — die Kotyledonarspreiten aus der Samenschale und hebt sie über die Erde (Abb. 3, II), oder es wird, wie zumeist bei *Podophyllum*, die Testa mit emporgetragen und erst später abgestreift.

Trotz dieser äußeren Übereinstimmung handelt es sich, wie auch schon Schmid und Arzt erkannt haben, bei dem im unteren Teil (*u*) wie eine Wurzel und im oberen (*o*) wie ein Hypokotyl reagierenden Organ um einen Teil der Keimblätter, nämlich deren verlängerte und scheidig verwachsene Basis. Der Sproßvegetationspunkt (*V*) befindet sich nicht wie bei den *Nigella*-Keimlingen gleichen Alters zwischen den beiden noch in den Samenhüllen steckenden Kotyledonarspreiten, sondern er ist am Grund der langen Kotyledonarscheide über der auf diesem Stadium (Abb. 2 und 3, I) noch gänzlich unentwickelten Radicula zu suchen. Erst wenn die Keimblattröhre die Sproßspitze unter das Niveau des Samens hinunter in den Boden geschoben hat, setzt auch das Wachstum der Keimwurzel ein. Die Grenzzone zwischen Radicula und Kotyledonarscheide, also der den Sproßvegetationspunkt ausbildende Achsenabschnitt, muß folglich als das völlig gestauchte Hypokotyl bezeichnet werden. Es ist bei *Podophyllum* äußerlich nur mit Mühe als Teil der die Sproßspitze umgebenden Anschwellung (*A*) zu erkennen, bei *Eranthis* dagegen verdickt es sich nach einiger Zeit zu einem kleinen Knöllchen (*Kn*), wobei an dieser Stelle noch offenbleiben muß, ob es sich bei diesem um ein reines Hypokotylgebilde handelt oder ob auch ein Teil der Primärwurzel einbezogen wird.

Die Tatsache, daß bei *Eranthis* unter den üblichen Aufzuchtbedingungen *keine* Wurzelhaare ausgebildet werden, ändert nichts an der grundsätzlichen Übereinstimmung mit *Podophyllum*. Auch bei *Eranthis* ist die Kotyledonarscheide durch eine schon makroskopisch leicht erkennbare wurzelhalsähnliche Grenze (*G*) in einen unteren positiv und einen oberen negativ geotropischen Abschnitt (*u* und *o*) unterteilt, wobei die Ausdehnung des wurzelartigen Teiles (*u*) relativ (gemessen an der Gesamtlänge der Scheide) größer ist als bei *Podophyllum*. Wie man durch die im Gegensatz zum glatten oberen Teil starke Färbbarkeit der unteren Partie mit Bismarckbraun sehr schön zeigen kann, bildet diese *keine Cuticula* aus. Wie bei *Podophyllum* fehlen auch die Stomata, die am oberen, nicht färbbaren Abschnitt reichlich vorhanden sind. Beides läßt — ebenso wie bei *Podophyllum* die Ausbildung der Wurzelhaare — auf das *Vorhandensein einer Rhizodermis am unteren Abschnitt der Kotyledonarscheide* beider Pflanzen schließen.

Es ist bekannt, daß bei der Mehrzahl der Dikotylen die Rhizodermis der Keimwurzel zugleich mit den seitlichen Teilen der Wurzelhaube aus dem Dermatogen des Embryos durch periklinale Aufspaltungen gebildet wird. RABBAS (1913) und TIEGS (1913), die die Wurzelhaubenbildung bei Ranunculaceen und Leguminosen untersucht haben, bezeichnen die Wurzelhaube als „ein Produkt, also gleichsam eine Wucherung des ursprünglichen Dermatogens". Die innerste Lage der auf diese Weise mehrschichtig gewordenen ursprünglichen „Embryoepidermis" wird dabei zur Rhizodermis, deren Zellen verglichen mit den übrigen länger embryonal bleiben und Wurzelhaare bilden können. Der Wurzelhals als die Stelle, an der die Hypokotylepidermis an die Rhizodermis angrenzt, ist am ausgewachsenen Embryo schon histologisch markiert als die Zone, in der die ersten ungeteilt gebliebenen Dermatogenabkömmlinge an die letzten periklinal geteilten angrenzen (→ in Abb. 7, I von *Nigella arvensis*; man vergleiche auch die Abbildungen bei RABBAS, TIEGS, WAGNER, NEUMANN und VON GUTTENBERG).

In Anbetracht der oben geschilderten Eigenschaften der Kotyledonarscheiden bei *Eranthis* und *Podophyllum* wäre zu fordern, daß hier *die Anlegung einer Rhizodermis nicht auf einem unterhalb der Sproßspitze gelegenen Niveau aufhört, sondern sich bis auf die Kotyledonarbasis hinauf fortsetzt.* Man könnte aber auch an eine Art von Becherbildung denken und müßte dann allerdings dem äußeren unteren Teil der Scheide mindestens Achsen- wenn nicht Wurzelcharakter zusprechen. Die Lösung dieser Frage ist entscheidend für die morphologische Deutung des noch viel extremer wurzelähnlichen sog. Kotyledonarstiels vieler monokotylen Dikotylen. Im folgenden soll versucht werden, an Hand einer genauen Analyse der Embryogenese und Embryomorphologie von *Eranthis hiemalis* und *Podophyllum Emodi* eine Antwort zu geben.

II. Die Embryoentwicklung.

Das aus dem Himalaya stammende *Podophyllum Emodi* blüht bei uns im Mai. Die Früchte entwickeln sich während der Sommermonate. Vollreife Samen bekommt man frühestens im August, in ihnen ist der Embryo fertig ausgebildet und etwa 2 mm lang. Die Samen von *Eranthis* fangen bekanntlich schon im April an auszufallen, sie enthalten aber nur einen wenigzelligen Keim. Die eigentliche Embryoentwicklung findet also innerhalb der im Boden liegenden Samen statt. Etwa im Oktober haben die Embryonen ihre volle Größe erreicht, und schon im Dezember beginnt die Keimung. Für die folgende Untersuchung wurden die während eines Jahres in regelmäßigen Zeitabständen eingesammelten Samen bzw. herauspräparierten Embryonen mit Formalin-Propionsäure-Alkohol fixiert, in der üblichen Weise geschnitten und mit Hämatoxylin nach DELAFIELD gefärbt.

Die erste embryologische Untersuchung an *Eranthis hiemalis* hat SCHMID (1902) durchgeführt, allerdings ohne Berücksichtigung der frühen Stadien und ohne näheres Eingehen auf die histogenetischen Vorgänge. 1923 hat CLARK, bestätigt von LUBLINER (1925) die Embryogenie von *Podophyllum peltatum* analysiert,

und zwar besonders eingehend die ersten Teilungsschritte und den Verlauf der Prokambialstränge im reifen Embryo. Die mit den Eigentümlichkeiten der Keimung zusammenhängenden Besonderheiten der Gewebedifferenzierung hat CLARK nicht erkannt. 1933 hat dann ARZT ohne Kenntnis der CLARKschen Arbeit eine Untersuchung über die Embryobildung bei *Podophyllum Emodi* und *Eranthis hiemalis* veröffentlicht, die jedoch auf die hier zur Diskussion stehenden Probleme der Scheiden- und Wurzelhaubenhistogenese nicht eingeht.

a) Die ersten Teilungsschritte bis zum Beginn der Organdifferenzierung. Da die ersten Teilungsvorgänge von den oben genannten Autoren eingehend beschrieben sind, ist hier nur eine kurze Zusammenfassung der für das folgende wichtigsten Ergebnisse erforderlich.

In der embryologischen Literatur werden bei den Angiospermen zweierlei, allerdings durch Übergänge miteinander verbundene Embryotypen unterschieden: die schmalen Keime mit einer sehr übersichtlichen und konstanten Folge der Teilungsschritte, und die massig gedrungenen Embryonen, die keinerlei Gesetzmäßigkeit bei ihren Zellbildungen erkennen lassen. Unter den Ranunculaceen nennt SOUÈGES (1911—1914) *Myosurus minimus* als Beispiel für den ersten und *Adonis autumalis* und *Ranunculus Ficaria* für den zweiten Typus. Zu dem letzteren sind auch *Eranthis* und *Podophyllum* zu zählen, das bedeutet: größte Freiheit in der Richtung der ersten Teilungswände und relativ späte Histogendifferenzierung, so daß es nicht möglich ist, die einzelnen Organe des ausgewachsenen Embryos aus bestimmten Zellen des Proembryos herzuleiten. Schon die erste Teilungswand in der Zygote verläuft oft mehr oder weniger schräg. Beim Vierzellenstadium sind sämtliche Variationen zu beobachten, sowohl in der Reihenfolge als auch in der Lage der Wandziehungen. Besonders das häufige Auftreten schräger Wände macht die Einordnung des Teilungsmodus in irgendeines der von SOUÈGES aufgestellten Schemata unmöglich. Der Prozeß der Dermatogenabscheidung durch Periklinalteilungen in den Außenflächenzellen setzt relativ spät ein und ist erst beendet, wenn sich die Keimblattanlegung in einer Abflachung und anschließenden Einsenkung am Sproßpol des Embryos bemerkbar macht. Charakteristisch für diesen Embryotyp ist auch die Ausbildung des Suspensors. Es fehlt die von SOUÈGES als Hypophyse bezeichnete einzige Verbindungszelle zwischen Suspensor und eigentlichem Embryo. Statt dessen grenzt der massige Suspensor, der neben den Querwänden auch Längs- und Schrägteilungen aufweist, mit einer ganzen Anzahl von Zellen an den Embryo an. Besonders bei *Eranthis* (Abb. 4, I) ist auf den frühen Stadien keine klare Grenze zwischen Embryo und Suspensor zu ziehen. Bei *Podophyllum* ist der Suspensor gekrümmt, so daß er auf Längsschnitten durch den Embryo zumeist nicht in seiner ganzen Ausdehnung getroffen ist.

b) Die Bildung der Wurzelhaube. Bei Dikotylenembryonen, die durch die Vermittlung mehrerer Zellen, der sog. Schlußzellen, mit dem Suspensor verbunden sind, beginnt die Wurzelhaubenbildung im allgemeinen mit Periklinalteilungen dieser Zellen, man vergleiche hierzu die Abbildungen von *Nigella sativa* bei RABBAS (1913). Auch bei *Eranthis* und *Podophyllum* wird zunächst die den eigentlichen Embryo unten[1] abschließende Zellgruppe mehrschichtig (Abb. 4, II), aber wegen der Vielzahl der Schlußzellen sind die Teilungsbilder besonders zu Anfang

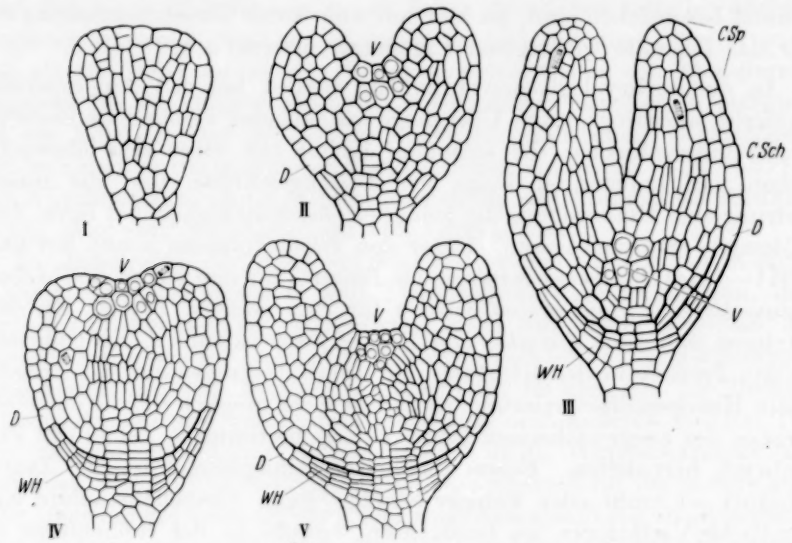

Abb. 4. I—III Stadien der Embryoentwicklung von *Eranthis hiemalis*, IV und V von *Podophyllum Emodi*. In die Zellen des Sproßvegetationspunktes sind die Kerne eingezeichnet. *D* Dermatogenzellen.

nie so regelmäßig wie bei *Nigella sativa*. Die für die Haubencolumella charakteristischen wohlgeschichteten Zellreihen treten erst auf, wenn auch die seitlichen Haubenteile bereits angelegt sind. Diese werden gebildet aus den Abkömmlingen der seitlich an die Schlußzellen anschließenden Dermatogenelemente, ein Prozeß, der am Wurzelpol beginnend in Richtung auf den Sproßpol zu fortschreitet. Daher kann man an einem etwas älteren Embryo alle Grade zunehmender Aufteilung der ursprünglichen Dermatogenzellen gleichzeitig beobachten (Abb. 4, III—V). Das rückwärtige Auskeilen der seitlichen Teile der Radiculawurzelhaube ist also eine Folge ihrer Entstehungsweise.

Eine einzige Zentralzelle, wie sie VON GUTTENBERG, NEUMANN und SCHADE bei einer Reihe von Monokotylen und Dikotylen beschrieben haben, konnte, wenigstens auf den frühen Stadien, nicht beobachtet

[1] In den folgenden Ausführungen wird der Embryo stets so orientiert gedacht, daß der Wurzelpol unten und der Sproßpol oben liegt.

werden. Längsschnitte älterer Embryonen (Abb. 5, I) zeigten jedoch häufig Bilder, die stark an die Abbildungen von GUTTENBERGs erinnern, wo sich die inneren Dermatogengrenzen, Periblem, Plerom und Columella in einer Zentralzelle oder in einer Gruppe von deutlich aus einer abstammenden Zellen treffen. Es wäre denkbar, daß obwohl zunächst mehrere Schlußzellen Columellareihen bilden, eine der Kopfzellen in die Stellung einer Zentralzelle einrückt. Eine Entscheidung dieser

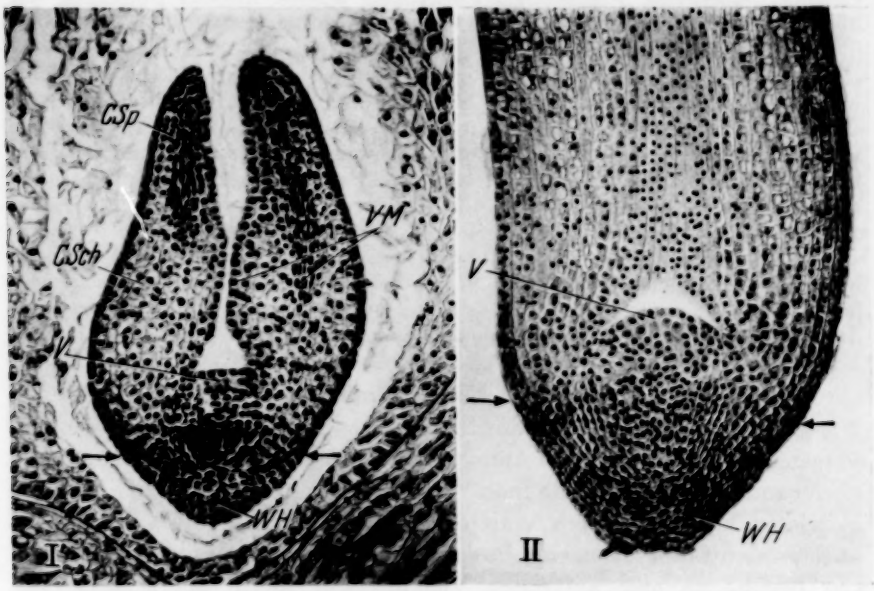

Abb. 5. Längsschnitt durch einen Juni-Embryo von *Podophyllum Emodi* (I) und durch die Basis eines reifen August-Embryos (II). *VM* Ventralmeristem.

Frage war im Rahmen dieser Untersuchungen nicht möglich. Jedenfalls gehören *Podophyllum* und *Eranthis* nicht zu den Dikotylen mit „transversal geförderter Entwicklung der Keimwurzel", sondern es handelt sich um die häufigere Form des Wurzelvegetationspunktes, bei welcher die Gewebebildung ausgeht: „von einer zentralen Scheitelzelle oder einer Gruppe von Zellen, die sich in der Medianlinie treffen" (SCHADE und VON GUTTENBERG 1951, S. 192).

Bis zu den in Abb. 4, II und V dargestellten Stadien gleicht die Embryoentwicklung von *Podophyllum* und *Eranthis* noch im großen ganzen derjenigen von *Adonis autumnalis* (SOUÈGES) oder von *Nigella sativa* (RABBAS). Wesentliche Unterschiede machen sich erst bei der Weiterentwicklung der Kotyledonarregion bemerkbar.

c) Die Entwicklung der Kotyledonarscheide. Die Keimblattprimordien entstehen ebenso wie bei den genannten Ranunculaceen als

2 einander gegenüberliegende Vorsprünge des die apikale Einsenkung des Embryos umgebenden ringwallartigen Gewebes, wodurch der Keim im Längsschnitt herzförmig wird (Abb. 4, II und V).

LEWIS (1904) und MOTTIER (1905) glaubten bei *Podophyllum peltatum* ein zunächst einseitiges Auswachsen des „Kotylwalls" feststellen zu können, was sie als eine Art temporärer Monokotylie ansahen und worin ihnen CAMPBELL (1930) und SUESSENGUTH (1920) gefolgt sind. CLARK und ARZT konnten die Angaben von LEWIS nicht bestätigen. Auch bei den zahlreichen für die vorliegende Untersuchung präparierten *Podophyllum*-Embryonen wurden niemals Bildungen wie die von LEWIS dargestellten gefunden. Gelegentlich hat man den Eindruck, daß die beiden Anlagen sich nicht genau symmetrisch gegenüberstehen, sondern einseitig genähert sind, wobei auf dieser Seite der sie trennende Einschnitt etwas weniger tief ist als auf der anderen. Eine solche leichte Asymmetrie ist aber bei allen dikotylen Keimpflanzen mit an ihrer Basis leicht verwachsenen Kotyledonen ziemlich häufig zu finden. Trotzdem halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß man bei *Podophyllum* ebenso wie bei *Eranthis* auch einmal einen Embryo zu sehen bekommt mit nur einem einzigen Keimblattprimordium, dann nämlich, wenn es sich um ein teratologisch vollkommen synkotyles Exemplar handelt, wie ich sie zwar nicht bei *Podophyllum*, aber in größerer Anzahl unter den *Eranthis*-Keimlingen gefunden habe. Teratologische Synkotylie verschiedenen Grades kommt bei Dikotylen mit ausgeprägter Kotyledonarscheide relativ häufig vor, es kann darin jedoch *keine* Bestätigung für die auf das normale Verhalten sich beziehenden Behauptungen von LEWIS und MOTTIER gesehen werden.

Das auf die Anlegung der Kotyledonen folgende Stadium ist bei *Nigella arvensis* (Abb. 7, I) durch Wachstums- und Differenzierungsvorgänge in der hypokotylen Achse charakterisiert, wodurch der zunächst noch rundliche Embryo eine mehr gestreckte Gestalt annimmt. Dieselbe in relativ kurzer Zeit sich vollziehende Veränderung des Umrisses ist auch an den Embryonen von *Podophyllum* und *Eranthis* zu beobachten, nur beruht sie hier auf einer Verlängerung nicht des Hypokotyls, sondern der gemeinsamen Basis der Keimblattanlagen. Der Abstand des im Längsschnitt als eine Gruppe von Zellen mit auffallend großen und relativ schwach gefärbten Kernen deutlich sichtbaren Vegetationspunktes vom Radiculaende vergrößert sich kaum, statt dessen machen sich *lebhafte Teilungs- und vor allem Streckungsvorgänge in der Kotyledonarbasis* bemerkbar (Abb. 4, III und 5, I). Die auf diese Weise sich bildende *Kotyledonarscheide* ist also *an Stelle des völlig gestauchten Hypokotyls der Ort der interkalaren Streckung des Embryos.* Dies wird auch aus der unterschiedlichen Färbbarkeit des Zellinhalts ersichtlich; während bei *Nigella* die ersten Vakuolisierungsanzeichen in der späteren Hypokotylrinde auftreten, sind es bei *Podophyllum* und *Eranthis* die Zellreihen der Scheide, die sich durch schwächere Färbung sowohl von den Spreitenanlagen als auch von der Achsen- und Wurzelregion deutlich abheben (Abb. 5, I und 6, I).

Die Kotyledonarscheide wird ihrer ganzen Länge nach von 2 Prokambialsträngen (*Pk*) durchzogen, die sich oben in die Mittelnerven der

Kotyledonarspreiten fortsetzen und unten dicht unter dem Sproßvegetationspunkt im Bereich des völlig gestauchten Hypokotyls in das Plerom der Radicula einmünden (Abb. 7, II und III). Im Verlauf der weiteren Entwicklung (bei *Eranthis* später als bei *Podophyllum*) verbreitern sich die Kotyledonarspreiten durch ein nach dem Periklinal-Antiklinaltypus[1] erfolgendes subepidermales Randwachstum, wobei zunächst 2 laterale Stränge angelegt werden, denen weitere Verzwei-

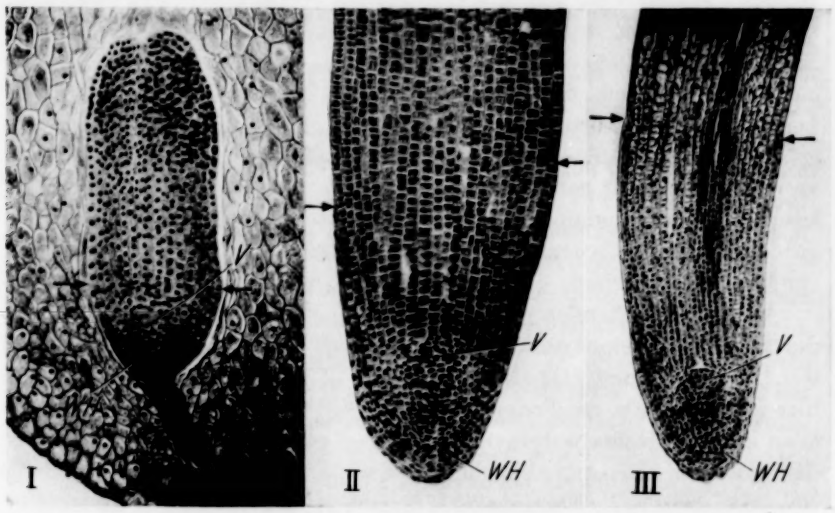

Abb. 6. Längsschnitte durch einen Juli-Embryo von *Eranthis hiemalis* (I) und durch die basalen Teile eines Dezember-Embryos (II) und einer jungen Keimpflanze im Januar (III). Fortschreitendes Übergreifen der Dermatogenaufspaltung auf die Scheidenbasis bei verzögerter Entwicklung der Radicula.

gungen folgen. Besonders bei *Podophyllum* weisen die Keimblätter ausgewachsener Embryonen schon ein vielmaschiges prokambiales Bündelsystem auf. Die Nervatur der entfalteten Kotyledonarspreiten ist in Abb. 2, III wiedergegeben.

d) Die postgenitale Verwachsung der Kotyledonarscheide bei Eranthis. Bezüglich der Ausbildung der Scheideninnenwand besteht zwischen *Podophyllum* und *Eranthis* ein auffallender Unterschied. Allgemein kann man feststellen, daß mit der Verlängerung der Kotyledonarscheide geophiler Keimpflanzen eine zunehmende Zurückbildung ihres Lumens parallel geht. Infolgedessen können die Plumularorgane beim Auswachsen ihren Weg nicht mehr durch die Scheide nehmen, sondern müssen deren Wand unten seitlich durchbrechen.

Wie aus Abb. 5, I und 7, II ersichtlich, verengt sich bei *Podophyllum* das über dem Vegetationspunkt noch kreisrunde Scheideninnere nach

[1] Man vergleiche hierzu Troll (1939, S. 1002).

oben hin immer mehr. Periklinale Teilungen besonders in den zwischen den beiden Prokambialsträngen und der Innenepidermis gelegenen Zellen (*VM*) drücken die Röhreninnenwand gleich einem Schlauch von den 2 Seiten her zusammen bis zum völligen Schwund des Lumens und bis zur Berührung der einander gegenüberliegenden Wandzellen (Abb. 9, I). Man könnte von einem „adaxial meristem" im Sinne FOSTERS (1935) oder einem Ventralmeristem sprechen, das von jeder der beiden verwachsenen Keimblattbasen gebildet wird. Auch an den Stellen, an denen der Spalt ganz geschlossen ist, kann man durch Sudan-III-Färbung eine gute entwickelte Cuticula an der Innenepidermis nachweisen.

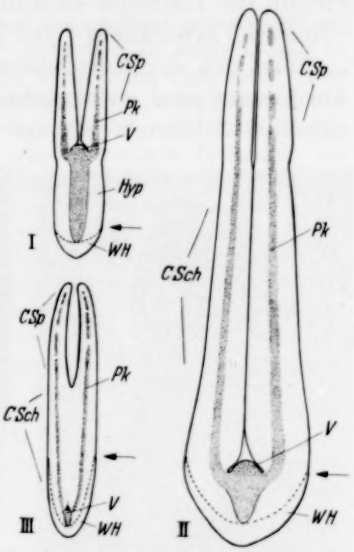

Abb. 7. Längsschnitte durch reife Embryonen von *Nigella arvensis* (I), *Podophyllum Emodi* (II) und *Eranthis hiemalis* (III). *Hyp* Hypokotyl, *Pk* Prokambialstränge.

Auf entsprechenden Querschnitten durch die Kotyledonarscheide von *Eranthis* (Abb. 8, II und III) sieht man, daß hier im Gegensatz zu *Podophyllum* und allen anderen bisher untersuchten scheidenbildenden Dikotylenkeimlingen *das Scheideninnere völlig von einheitlichem nur durch die beiden Prokambialstränge unterbrochenem Gewebe erfüllt ist*. Keine Spur eines Spaltes oder einer Innenepidermis kann festgestellt werden. Erst

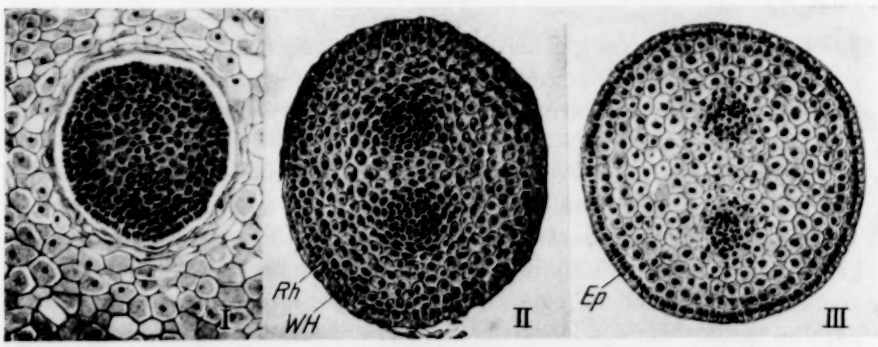

Abb. 8. I Querschnitt durch einen Juli-Embryo von *Eranthis hiemalis*, der eben noch wahrnehmbare Spalt durch Retusche hervorgehoben; II Dezember-Embryo dicht über dem Sproßvegetationspunkt quergeschnitten, ein Spalt ist nicht mehr wahrzunehmen, Periklinalteilungen in den Dermatogenzellen; III junge Keimpflanze im Januar im oberen Abschnitt der Kotyledonarscheide quergeschnitten.

später an der ausgewachsenen Keimpflanze treten im Mesophyll der Kotyledonarscheide rhexigene Lücken auf, so daß sie sekundär hohl wird.

Irmisch, Sargant und Weisse haben diese sekundären Höhlungen für den Innenraum der Scheide gehalten. Sterckx, der die wahre Natur dieser Zerreißungen erkannte, hielt die Kotyledonarscheide für den ursprünglich soliden Stiel eines einzigen Kotyledos mit tief gespaltener Lamina ähnlich wie bei *Anemone apennina*. Schmid stellt, ohne näher darauf einzugehen, fest, daß „über dem Stammscheitel das Gewebe zunächst eine massive geschlossene Masse darstellt". Arzt schließlich diskutiert die Angaben der Voruntersucher und läßt die Frage offen, ob eine Verklebung oder eine Verwachsung stattgefunden hat.

Zweifellos entsteht die Plumula bei *Eranthis* nicht endogen, aber man muß auf sehr frühe Embyonalstadien zurückgreifen, bei denen die Kotyledonarscheide sich gerade anfängt zu strecken, um auf Querschnitten den ursprünglichen Spalt eben noch wahrnehmen zu können (Abb. 8, I). Da die Anlage des Sproßvegetationspunktes im Gegensatz zu *Podophyllum* zunächst nur aus einigen wenigen Zellen besteht (Abb. 4, III und 6, I), ist der Abstand zwischen den beiden Keimblattprimordien von vornherein so gering, daß es keines besonderen Ventralmeristems bedarf, um den Spalt über dem Stammscheitel zu schließen. Dies geschieht noch *bevor sich eine nachweisbare Cuticula gebildet hat*, und zwar verkleben die Wände der einander gegenüberliegenden Zellen der Innenepidermis so vollkommen, daß die so entstandenen Doppelmembranen später von den Wänden der übrigen Zellen mit den üblichen optischen Mitteln nicht mehr zu unterscheiden sind. Manchmal hat man sogar den Eindruck, als ob in einzelnen ehemaligen Epidermiszellen nach der Vereinigung noch periklinale Teilungen stattgefunden hätten, wodurch die Verwachsungsnaht völlig verwischt wird.

Reiche (1891), der als erster das Vorkommen „nachträglicher Verbindungen frei angelegter Pflanzenorgane" an verschiedenen Beispielen untersucht und diskutiert hat, macht einen Unterschied zwischen den sog. Verkittungen mit dauernd nachweisbarer Cuticula und den Verschmelzungen, bei denen die Vereinigung schon vor Ausbildung einer nachweisbaren Cuticula erfolgt und entsprechend intensiver ist. Danach würde es sich beim Scheideninneren von *Eranthis* um eine Verschmelzung, d. h. *um eine echte und vollständige postgenitale Verwachsung* handeln, eine interessante Parallele zu den postgenitalen Verwachsungen im Bereich des Gynoeceums, die Baum (1948) und Leinfellner (1951) näher beschrieben haben. So verwächst z. B. nach Leinfellner bei *Manettia inflata* der Griffelkanal postgenital vollkommen zu einer massiven Säule.

Bei allen scheidenbildenden Dikotylenkeimlingen sind die Ränder der basalen Teile der beiden Kotyledonen *kongenital* verwachsen, aber nur bei *Eranthis* findet außerdem noch eine *postgenitale* Vereinigung der beiden Ventralseiten statt. Das dabei entstehende, den gesamten Querschnitt ausfüllende einheitliche Gewebe (Abb. 8, III) ist eine Bestätigung für die Feststellung Baums, daß eine echte postgenitale

Verwachsung von einer kongenitalen im Endergebnis nicht zu unterscheiden sei.

d) Das Übergreifen der Dermatogenaufspaltung auf die Kotyledonarscheide bei Eranthis. In der Entwicklung eines pflanzlichen Keimes lösen 2 grundsätzlich verschiedene Wachstumsweisen einander ab. Der Embryo vergrößert sich zunächst durch Teilungen in sämtlichen Zellen, und auf diese Weise werden alle Embryonalorgane einschließlich des Bündelpromeristems angelegt. Dann erst setzt die fortschreitende Vakuolisierung gewisser Zellgruppen ein, die damit ihre primäre Teilungsfähigkeit einbüßen, während andere meristematisch bleiben und als

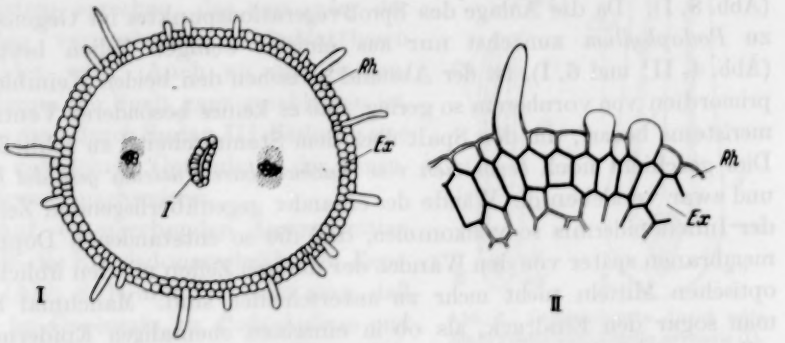

Abb. 9. Querschnitt durch die Kotyledonarscheidenbasis von *Podophyllum Emodi*. I Innenepidermis der Scheide, II vergrößerter Ausschnitt mit durch Sudan-III rotgefärbter Exodermis (*Ex*).

Vegetationspunkte das Wachstum fortsetzen. Man kann auch sagen, der Embryo wächst zunächst als „geschlossene Gestalt" und geht erst während der letzten Embryonalstadien oder bei der Keimung zur typisch pflanzlichen Wachstumsweise einer „offenen Gestalt" über[1].

Wenden wir diese allgemeinen Feststellungen auf die Entstehungsweise der Wurzelhaube an der Radicula etwa einer *Nigella*-Keimpflanze an, dann lassen sich auch hier 2 einander ablösende Prozesse unterscheiden: die durch Aufteilung schon vorhandener Zellen erfolgende *Haubenanlegung* am Embryo und das von bestimmten Initialen am Wurzelvegetationspunkt ausgehende *Haubenwachstum* an der wachsenden Primärwurzel. Wie schon erwähnt, entstehen die seitlichen Haubenteile durch eine perikline Aufspaltung des Dermatogens, die in den an die Schlußzellen angrenzenden Zellen beginnt und von hier aus in Richtung auf das Kotyledonarende des Keimes zu fortschreitet. So kommt es, daß in der Haubenanlage im Gegensatz zur wachsenden Haube die zuletzt entstandenen, also jüngsten Haubenzellen am weitesten

[1] Über die Bedeutung der Ausdrücke „offene und geschlossene Gestalt" vergleiche man TROLL (1948, S. 25).

vom zukünftigen Wurzelvegetationspunkt entfernt sind. Die Haubenanlegung als ein Vorgang der ersten Wachstumsperiode klingt ab, wenn der Wurzelvegetationspunkt mit seiner Tätigkeit beginnt. Die Haubenanlage überzieht zu diesem Zeitpunkt die ganze Radicula, und die Zone der zuletzt aufgeteilten Dermatogenzellen (→ in Abbildung 7, I) markiert im allgemeinen den Wurzelhals.

Wie aus der Schilderung der Keimungsvorgänge hervorgeht, zeigt der Wurzelvegetationspunkt bei *Eranthis* und *Podophyllum* erst sehr spät, d. h. einige Zeit *nach* der durch Streckung der Kotyledonarscheide erfolgten Keimung eine lebhaftere Tätigkeit, und *vermutlich im Zusammenhang damit hört hier die Dermatogenaufspaltung nicht am Wurzelhals auf, sondern greift* bei *Podophyllum auf die Keimachse und* bei *Eranthis sogar auf die Kotyledonarscheide über.*

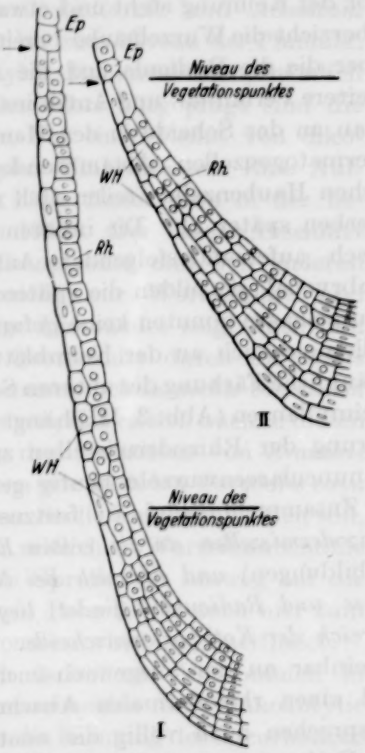

Abb. 10. Seitliche Teile der embryonalen Wurzelhauben von *Eranthis hiemalis* (I) und *Podophyllum Emodi* (II).

Am reifen Embryo von *Podophyllum Emodi* erreichen die letzten Wurzelhaubenzellen etwa die Höhe der Plumula (→ in Abb. 5, II, 7, II und 10, II). Während der Keimung, die ja zunächst ohne Beteiligung des Wurzelvegetationspunktes allein durch interkalare Streckung der Kotyledonarscheide vor sich geht, sterben die relativ wenig differenzierten Dermatogenzellen der Scheidenbasis im Gegensatz zu denjenigen des oberen Teiles ab. Dadurch wird die subdermatogene Schicht frei, die sich zu einer Rhizodermis ausbildet. Sie unterscheidet sich von den oben angrenzenden Epidermiszellen durch das Fehlen einer Cuticula, wodurch die Wurzelhaarbildung möglich wird. Der Querschnitt durch die Scheidenbasis einer jungen Keimpflanze (Abb. 9, I) gleicht, was die Hautschichten betrifft, völlig einem Wurzelquerschnitt: Die Rhizodermis (*Rh*) hat Wurzelhaare gebildet, und die darunterliegenden Exodermiszellen (*Ex*) weisen die gleichen durch Sudan-III lebhaft rot gefärbten Suberinlamellen auf wie die Exodermis der Wurzel (Abb. 9, II).

Entsprechend der größeren Ausdehnung des wurzelartigen Abschnittes der Kotyledonarscheide bei *Eranthis* und wahrscheinlich auch im

Zusammenhang mit der lang andauernden und stetig in die Keimungsvorgänge übergehenden Embryonalentwicklung erreicht hier die Dermatogenaufspaltung schon an relativ frühen Stadien die Kotyledonarscheide. Auf dem Längsschnitt Abb. 6, I durch einen Embryo vom 3. Juli überragt die Dermatogenaufspaltung schon das Niveau des Sproßscheitels; bei einem Dezember-Embryo (Abb. 6, II), der kurz vor der Keimung steht und etwa die 3fache Länge des Juli-Keimes hat, überzieht die Wurzelhaube bereits $^1/_3$ der Kotaledonarscheide. Während aber die die Radicula und die Achse bekleidenden Haubenteile durch weitere Periklinal- und Antiklinalteilungen mehrschichtig werden, findet man an der Scheide in der Hauptsache nur 2 von den ursprünglichen Dermatogenzellen abstammende Hautschichten. Die äußeren eigentlichen Haubenzellen teilen sich nicht mehr, sondern strecken sich und sterben später ab. Die inneren Tochterzellen bleiben dagegen infolge rasch aufeinanderfolgender Antiklinalteilungen zunächst klein und embryonal, sie bilden die spätere Rhizodermis (Abb. 6, III und 10, I). Wurzelhaare konnten keine gefunden werden, aber nach IRMISCH (1860) sollen sie auch an der Keimblattröhre von *Eranthis* vorkommen. Die bräunliche Färbung des unteren Scheidenabschnittes bei ausgewachsenen Keimpflanzen (Abb. 3, III) hängt wahrscheinlich mit einer Metadermatisierung der Rhizodermiszellen zusammen, wie sie MAGER (1932) bei Ranunculaceenwurzeln häufig gefunden hat.

Zusammenfassend ist festzustellen: *Die Zone, an der die letzten Rhizodermiszellen an die ersten Epidermiszellen angrenzen* (→ in den Abbildungen) *und die sich bei Nigella an der Grenze zwischen Keimachse und Radicula befindet, liegt bei Podophyllum und Eranthis im Bereich der Kothyledonarscheide.* Deren Oberfläche ist also nicht nur scheinbar an der ausgewachsenen Keimpflanze in einen epidermalen und einen rhizodermalen Abschnitt unterteilt, sondern diesem Bild entsprechen auch völlig die anatomisch-histogenetischen Verhältnisse am Embryo.

Schlußbetrachtungen.

Die eingangs aufgeworfene Frage, ob es sich bei der Scheidenrhizodermis von *Podophyllum* und *Eranthis* um eine Bildung der basalen Teile der Keimblätter handelt oder ob infolge einer Art von Becherbildung Achsen- bzw. Wurzelgewebe den Sproßscheitel umwachsen hat, kann nach dem Vorstehenden als beantwortet gelten. Anzeichen für eine Becherbildung sind während der ganzen Keimesentwicklung nicht festzustellen, dafür kann man aber ohne Schwierigkeiten in der Embryogenese von *Eranthis* alle Stadien des allmählichen Übergreifens der Dermatogenaufspaltung auf die vorher als solche schon vorhandene embryonale Kotyledonarscheide verfolgen.

Es bleibt nun noch übrig, auf weitere Fälle von mit Wurzeleigenschaften ausgestatteten Keimblattbasen hinzuweisen. Unter den Ranunculaceen sind außer *Eranthis* noch *Anemone apennina* und *A. blanda* zu nennen, über deren eigentümliche Keimlingsmorphologie an anderer Stelle berichtet werden soll. Bei den übrigen, wegen ihrer langen Kotyledonarscheiden häufig genannten *Anemone*-Arten (*A. narcissiflora A. alpina*, usw.) sowie bei *Delphinnium nudicaule* und *Aconitum Anthora* reicht die Rhizodermis höchstens bis zum Niveau der Plumula. Das gleiche gilt auch von den monokotylen Ranunculaceen, nämlich *Ranunculus Ficaria* und *R. glacialis*. Besonders ausgeprägt sind die Wurzeleigenschaften der Keimblattbasen bei einer Reihe von dikotylen und vor allem bei *allen* monokotylen Umbelliferen. Eine Aufstellung der bisher bekanntgewordenen Fälle findet man in der bereits genannten Untersuchung (Haccius 1952). Der basale Abschnitt des einzigen Kotyledos von *Bunium*, *Conopodium* und den anderen monokotylen Umbelliferen entwickelt nicht nur Wurzelhaare und endogene Beiwurzeln, sondern das einzige Leitbündel zeigt auch den Bau einer diarchen Wurzelstele. Der Querschnitt durch die Basis eines solchen Kotyledos *unterscheidet sich anatomisch in nichts von einem Wurzelquerschnitt*. Trotzdem kann man zeigen, daß es sich auch in diesen extremen Fällen nur um eine Steigerung des Verhaltens von *Eranthis* handelt. Sowohl bei *Bunium bulbocastanum* wie auch bei *Corydalis cava* haben Untersuchungen, über die an anderer Stelle berichtet werden soll, ergeben, daß (wie bei *Eranthis*) die die seitlichen Wurzelhaubenteile bildende Dermatogenaufspaltung über die Sproßspitze hinweg auf die Basis des einzigen Kotyledos übergreift, ein Prozeß, der auch hier zum größten Teil schon während der Embryonalentwicklung stattfindet.

Aufschlußreich sind schließlich noch 2 isolierte Vorkommen in Familien, in denen sonst weder Kotyledonarscheiden noch Monokotylie bekannt sind. Asa Gray (1877) beschreibt die Keimung der Cucurbitacee *Megarrhiza californica* Torr. wie folgt: „This, therefore, is a case in which long petioles of the cotyledones ... connate into one body, are developed and greatly lengthened *in place of the radicle, which is thus simulated*" (*Kursiv* und Auslassung vom Verf.). Holm (1908) fügt hinzu, daß die lange Kotyledonarröhre mit Haaren versehen sei, „which perform the same function as root-hairs".

Der 2. Fall wird von Irmisch (1854) beschrieben in einer Abhandlung über die Knollenbildung von *Tropaeolum brachyceras* Hook. und *T. tricolorum* Sweet. Die knollenbildenden *Tropaeolum*-Arten keimen hypogäisch wie *T. maius*, aber beim Auskeimen streckt sich nicht die Radicula, sondern die zu einer Röhre verwachsene Kotyledonarscheide. Diese wird jedoch gleichzeitig von der über die Erde sich erhebenden und Blattorgane ausbildenden epikotylen Achse durchwachsen. Die ihrer

ganzen Länge nach positiv geotropisch sich verhaltende Kotyledonarscheide ist dicht mit Wurzelhaaren besetzt und bildet später reichlich kräftige Beiwurzeln aus. Die Radicula wächst zunächst kaum, so daß sich der Abstand der Wurzelspitze von den beiden Achselknospen der Kotyledonen während der Keimung wenig vergrößert. Obwohl also die Gesamtorganisation dieser Keimpflanzen von derjenigen der bisher betrachteten geophilen Beispiele völlig verschieden ist, findet man auch hier wieder *die enge Korrelation zwischen der verzögerten Tätigkeit des Wurzelvegetationspunktes und dem Übergreifen von Wurzelmerkmalen auf die Kotyledonarscheide.*

Im Hinblick auf die Wurzeleigenschaften auch des Keimblattstieles der oben genannten „monokotylen Dikotylen" müßten sich weitere Untersuchungen vor allem mit der in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigten Differenzierung der Leitgewebe im Embryo und besonders mit dem Phänomen des Übergangs vom Wurzel- zum Blattcharakter des Leitbündels beschäftigen. Bemerkenswert ist weiterhin auch die Tatsache, daß sich alle embryologisch untersuchten geophilen Dikotylenkeimpflanzen aus Embryonen entwickeln, die dem massigen Typus mit unregelmäßiger Teilungsfolge angehören. Dieser bisher etwas vernachlässigte[1] Typus der Embryoentwicklung bedarf noch einer eingehenden Bearbeitung mit besonderer Berücksichtigung der histogenetischen Vorgänge in den späteren Stadien.

Zum Schluß sei noch auf eine grundsätzliche Schwierigkeit der botanischen Nomenklatur eingegangen. Morphologisch gesehen, d. h. im Hinblick auf den Gesamtbauplan der Keimpflanze, ist der Wurzelhals die Grenze zwischen Keimachse und Wurzel, histologisch wird er charakterisiert als Übergangszone zwischen Hypokotylepidermis und Rhizodermis der Radicula und physiologisch schließlich scheidet er die positiv geotropisch sich verhaltende Primärwurzel von der im allgemeinen negativ geotropischen Keimachse. In der Mehrzahl der Fälle findet man diese 3 Kriterien vereinigt, so daß der Ausdruck „Wurzelhals" eindeutig eine bestimmte Region der Keimpflanze kennzeichnet. Nicht so bei den geschilderten geophilen Keimlingen, hier liegt der histologische und vorübergehend auch der physiologische „Wurzelhals" im Bereich der Kotyledonarscheide, während die morphologische Grenze zwischen Achse und Radicula überhaupt nicht anatomisch markiert ist. Es ist daher notwendig, ausdrücklich festzustellen, daß die Bezeichnung Wurzelhals *entsprechend ihrer eigentlichen Bedeutung ausschließlich im morphologischen Sinn angewandt werden sollte.* Etwas anderes ist es mit histologisch-anatomischen Bezeichnungen, wie z. B.

[1] Eine Ausnahme machen die Untersuchungen von NAST (1941) über *Juglans regia* und von REEVE (1948) über *Pisum sativum.*

Rhizodermis. Die Rhizodermis ist eine vielfach endogen durch periklinale Teilungen im Dermatogen, aber gelegentlich auch aus anderen Schichten (Epidermis oder subepidermale Schicht) entstandene Haut, die im allgemeinen fähig ist, Wurzelhaare auszubilden, während die Epidermis durch Differenzierung der Dermatogenzellen selbst entsteht. Wenn auch die Rhizodermis zumeist auf die Wurzeln beschränkt ist, schließt ihre Definition meines Erachtens nicht aus, daß diese Bezeichnung auch auf ebensolche Bildungen an anderen Organen angewandt werden kann. Es wäre also durchaus korrekt, ebenso wie z. B. von Sproß- und Blattendodermen auch von einer „Kotyledonarscheidenrhizodermis" zu sprechen, es geht aber *nicht* an, deren obere Grenze als „Scheidenwurzelhals" zu bezeichnen.

Da histologische Differenzierung und Funktion zumeist sehr eng zusammenhängen, kann man sich bei der Definition rein morphologischer Begriffe grundsätzlich nur auf den Ort des zu Bezeichnenden im Bauplan des Lebewesens beziehen und darf keine durchgängigen histologisch-anatomischen oder physiologischen Kriterien fordern.

Zusammenfassung.

Bei der Keimung von *Podophyllum Emodi* und *Eranthis hiemalis* schiebt *der positiv geotropische untere Teil der Kotyledonarscheide* den Sproßvegetationspunkt unter das Niveau des Samens hinunter in den Boden. Das Hypokotyl bleibt völlig gestaucht, und auch die Radicula zeigt zunächst keinerlei Wachstumstätigkeit, erst nach Beendigung der Scheidenstreckung wächst sie zu einer kräftigen Primärwurzel aus.

Die Untersuchung der Embryogenese hat ergeben: Die ersten Teilungsschritte zeigen keinerlei Regelmäßigkeit, und die Histogendifferenzierung setzt relativ spät ein (Typus der „massigen Embryonen"). Die Wurzelhaube entsteht durch Periklinalteilungen der Grenzzellen und der anschließenden Dermatogenelemete. Eine einzige Zentralzelle (VON GUTTENBERG) ist zunächst nicht vorhanden.

Die interkalare Streckung des Embryos nach Anlegung der Keimblattprimordien erfolgt nicht wie gewöhnlich bei Dikotylenkeimen im Hypokotyl, sondern in der gemeinsamen Basis der Kotyledonen, die zu einer Scheide auswächst. Während sich bei *Podophyllum* das Lumen der Kotyledonarscheide durch die Tätigkeit zweier Ventralmeristeme lediglich verengt, findet man bei *Eranthis eine postgenitale Verwachsung der Röhre zu einem massiven Gebilde* (Parallele zu den postgenitalen Verwachsungen von Griffelkanälen).

Der positiv geotropische Abschnitt der Kotyledonarscheide besitzt eine *Rhizodermis*, welche bei *Podophyllum* aus den subepidermalen Zellen gebildet wird und Wurzelhaare aufweist. Bei *Eranthis* entsteht

sie dadurch, daß *die die seitlichen Wurzelhaubenteile bildende Dermatogenaufspaltung, die sonst an der Grenze zwischen Radicula und Keimachse aufhört, auf die Basis der Kotyledonen übergreift.*

Weitere Fälle von Keimblattscheiden mit Wurzeleigenschaften, darunter auch eine Reihe von „monokotylen Dikotylen" werden aufgezählt. *Bunium bulbocastanum* und *Corydalis cava* stimmen bezüglich des Übergreifens der Dermatogenaufspaltung auf die Kotyledonarregion mit *Eranthis* überein.

Bei den geschilderten geophilen Keimlingen ist also die Grenze zwischen positiv und negativ geotropischem Verhalten, die zugleich die Grenze zwischen Rhizodermis und Epidermis ist, nicht identisch mit der als Wurzelhals bezeichneten Grenze zwischen Radicula und Keimachse, sondern sie liegt für die Dauer der Keimung im Bereich der Kotyledonen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die Unterstützung der vorliegenden Untersuchungen der verbindlichste Dank ausgesprochen.

Literatur.

Areschoug, F. W. C.: Acta Univ. Lund **6** (1895). — Arzt, Th.: Beih. bot. Cbl., Abt. 1 **50**, 671 (1933). — Baillon, H.: Bull. Soc. Linn. Paris **1874**. Ref. Bot. Ztg **32**, 507 (1874). — Baum, H.: Österr. bot. Z. **95**, 86, 124 (1948). — Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Abt. 1 **157**, 17 (1948). — Campbell, D. H.: Ann. of Bot. **44**, 311 (1930). — Clark, L.: Minnesota Studies Plant Sci. **4**, 111 (1923). — Dickson, A.: Trans. Bot. Soc. Edinburgh **16**, 129 (1886). — Foster, A. S.: Amer. J. Bot. **22**, 88 (1877). — Gray, Asa: Amer. J. Sci. a. Arts III. s. **14**, 21 (1877). — Guttenberg, H. v.: Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. In Handbuch der Pflanzenanatomie, herausgeg. von K. Linsbauer, Bd. 8, 2. Abt., Teil 3. Berlin 1940. — Planta (Berl.) **35**, 360 (1947). — Haccius, B.: Österr. bot. Z. **99**, 483 (1952). — Havis, A. L.: Amer. J. Bot. **27**, 239 (1940). — Hildebrand, F.: Bot. Ztg **50**, 33, 117 (1892). — Holm, Th.: Bot. Gaz. **27**, 419 (1899). — Ottawa Naturalist **22**, 165, 235 (1908). — Irmisch, Th.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen, 1. Abt. Halle 1854. — Bot. Ztg **18**, 221 (1860). — Leinfellner, W.: Österr. bot. Z. **98**, 403 (1951). — Lewis, C. E.: Bot. Gaz. **37**, 127 (1904). — Lubliner, K.: Bull. internat. Acad. pol. Cracovie **1925**, 379. — Mager, H.: Planta (Berl.) **16**, 666 (1932). — Mottier, D. M.: Ann. of Bot. **19**, 447 (1905). — Nast, Ch. G.: Lilloa **6**, 163 (1941). — Neumann, O.: Planta (Berl.) **30**, 1 (1939). — Rabbas, P.: Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der Ranunculaceenwurzeln. Diss. Berlin 1913. — Reeve, R. M.: Amer. J. Bot. **35**, 591 (1948). — Reiche, K.: Flora (Jena) **74**, 435 (1891). — Sargant, E.: New Phytologist **1**, 107 (1902). — Trans. South Eastern Union Sci. Soc. **1903**. — Schade, Chr., u. H. von Guttenberg: Planta (Berl.) **40**, 170 (1951). — Schmid, B.: Bot. Ztg **60**, 212 (1902). — Souèges, R.: Bull. Soc. bot. France **58—61** (1911—1914). — Sterckx, R.: Mem. Soc. roy. Sci. Liège, III. s. **2** (1899). — Suessenguth, K.: Beih. bot. Cbl. Abt. 2, **38**, H. 1 (1920). — Tiegs, E.: Jb. wiss. Bot. **52**, 622 (1913). — Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. I/2. Berlin 1939. — Allgemeine Botanik. Stuttgart 1948. — Velenovsky, J.: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905. — Wagner, N.: Planta (Berl.) **30**, 21 (1939). — Weisse, A.: Beitr. Biol. Pflanz. **18**, 17 (1930). — Winkler, A.: Verh. bot. Ver. Prov. Brdbg. **36**, 125 (1894). — Wydler, H.: Flora (Jena) **42**, 278 (1859).

Priv.-Doz. Dr. Barbara Haccius, Mainz, Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 41, S. 459—479 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

MESSUNG NICHTOSMOTISCHER WASSERAUFNAHME AN PLASMOLYSIERTEN PROTOPLASTEN.

Von

HANS JOACHIM BOGEN und HERMANN PRELL.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. November 1952.)

Die Plasmometrie als zellphysiologische Methode zur Messung der Permeabilität basiert bekanntlich auf der Gasgleichung

$$p \cdot v = n \cdot R \cdot T = \text{const.}$$

Auf die Zelle angewendet, besagt sie, daß das Produkt aus der osmotisch wirksamen Konzentration in der Außenlösung (C) und dem Protoplastenvolumen (ausgedrückt als Plasmolysegrad G) eine Konstante ist, welche der osmotischen Konzentration im Zellsaft bei Grenzplasmolyse (O_g) entspricht:

$$C \cdot G = O_g = \text{const.}$$

Wenn daher das Volumen einer plasmolysierten Zelle während eines Permeationsversuches größer wird, so kann man aus der in Plasmolysegraden gemessenen Volumenvergrößerung die osmotisch aufgenommene Stoffmenge berechnen und aus dieser die „Permeationskonstante" für den betreffenden Stoff ermitteln. Dabei wird vorausgesetzt, daß sich die Zelle wie ein ideales osmotisches System verhält, d. h. daß jede Stoffbewegung ausschließlich durch das osmotische Konzentrationspotential und die Permeabilität bestimmt wird.

Während schon seit längerem bekannt ist, daß Elektrolyte und Farbstoffe über anderweitige, nicht osmotische Mechanismen aufgenommen werden (Austauschadsorption, Beteiligung der Atmung, Speicherung u. a., vgl. z. B. LUNDEGÅRDH, DRAWERT), schien die oben genannte Voraussetzung bis vor kurzem wenigstens noch für Anelektrolyte (als gelöste Substanzen) und Wasser erfüllt zu sein. Einige in jüngster Zeit bekanntgewordene Tatsachen scheinen indessen darauf hinzuweisen, daß auch die Aufnahme dieser Stoffe nicht allein osmotisch erfolgt: Aminoalkohole können stark gespeichert werden, Wasser gelangt unter aeroben Bedingungen schneller bzw. in größerer Menge in die Zelle als bei ausgeschalteter Atmung usw. Diese Ergebnisse wurden allerdings zumeist an ganzen Gewebestücken erhalten; es blieb somit offen, ob derartige Prozesse einen solchen Umfang annehmen können, daß sie auch an der einzelnen Zelle plasmometrisch zu erfassen sind und damit eine Permeationskonstante merklich zu verfälschen vermögen.

Wir hielten es daher für wünschenswert, zu untersuchen, ob die HÖFLERsche Zustandsgleichung streng gültig ist, oder ob sie gegebenenfalls einer Korrektur bedarf, die ihrerseits Hinweise auf physiologische Aufnahmemechanismen geben könnte.

A. Disposition.

Zur Prüfung der osmotischen Gesetzmäßigkeiten der Zelle haben wir 2 verschiedene, voneinander unabhängige Verfahren angewendet.

1. Stufenplasmolyse.

Ein und dieselbe Zelle wurde in verschiedene Konzentrationen — steigend und wieder fallend — eines nicht permeierenden Plasmolytikums eingebracht und auf ihre Plasmolysegrade vermessen. Bei Gültigkeit der HÖFLERschen Zustandsgleichung der Zelle müssen die aus den verschiedenen Meßdaten erhaltenen osmotischen Werte der Zelle (O_g) in allen Konzentrationsstufen gleich groß sein.

Unsere Untersuchungen ergaben statt dessen erhebliche, statistisch gesicherte Abweichungen von weit über 10%. Da bei dieser Versuchsanordnung lediglich eine Wasserbewegung stattfindet, *ohne daß gelöste Diosmotika aufgenommen werden*, muß daraus geschlossen werden, daß das Volumen einer plasmolysierten Zelle den osmotischen Bedingungen nicht genau entspricht.

2. Maximale Erhöhung des Plasmolysegrades nach beendeter Permeation.

In Anwendung des Partialverfahrens wurde eine plasmolysierende Rohrzuckerlösung (z. B. 0,7 mol) ersetzt durch eine isosmotische Kombinationslösung aus Rohrzucker-„Unterlage" (z. B. 0,47 mol, d. h. ebenfalls noch plasmolysierend) und Diosmotikum (z. B. 0,23 mol Glykol). Nach beendeter Glykolpermeation wurde untersucht, ob der Plasmolysegrad der Zelle entsprechend den 0,23 mol des permeierten Glykols zugenommen hatte. Dieser theoretische Endwert wurde zum Teil nicht erreicht, zum Teil erheblich überschritten. Auch in diesem Falle entspricht also das gemessene Protoplastenvolumen nicht den osmotischen Verhältnissen; zum Unterschied von (1) treten diese Abweichungen *bei der Aufnahme gelöster Diosmotika* auf.

Die Versuche wurden im Jahr 1951 an di- und tetraploiden Pflanzen von *Oenothera franciscana* durchgeführt. Verwendet wurde die Stengelepidermis der Blattspur des 3.—5. Internodiums blühender Seitensprosse. Die Schnitte wurden durch Abziehen eines Epidermisstreifens mit den darunterliegenden 2—3 Zellschichten und Zerschneiden in die gewünschte Größe hergestellt, anschließend 9—13 Std gewässert.

Wir bestimmten die Plasmolysegrade nach der plasmometrischen Methode HÖFLERS (1933), jeweils mit (fraktionierter) Vorplasmolyse in Rohrzuckerlösung.

Verwendete Substanzen: Malonamid: Schuchardt, für analytische Zwecke. Glyzerin: Riedel de Haen, bidest. $D = 1{,}23$, für Analyse. Azetamid: Schering, für wiss. Zwecke. $LiNO_3$: Merck, ohne Angabe des Reinheitsgrades. KNO_3: Merck, p. a. $CsNO_3$: Merck, ohne Angabe des Reinheitsgrades. Traubenzucker: Dextropur, handelsüblich. Rohrzucker: Handelsware; osmotische Korrektur nach URSPRUNG. Wasser: doppelt destilliert, davon einmal über Quarz.

B. Stufenplasmolysen.

1. Versuchsanordnung.

Entsprechend der Disposition (1) wurden die Plasmolysegrade gleicher Zellen von *Oenothera franciscana* $2n$ und $4n$ jeweils in Abständen von 30 min in folgenden Konzentrationsstufen gemessen:

$2n$:	0,4	0,5	0,6	0,7	0,6	0,5	0,4 mol/l
$4n$:	0,5	0,6	0,7	0,8	0,7	0,6	0,5 mol/l.

Die erste Messung erfolgte nach 40 min. Als Plasmolytika dienten 1. Rohrzucker, 2. Traubenzucker, 3. Rohrzucker + 0,02 mol $LiNO_3$ bzw. KNO_3 bzw. $CsNO_3$, 4. Rohrzucker + 0,04 mol Malonamid bzw. Glyzerin bzw. Glykol bzw. Azetamid.

Die tetraploiden Zellen hatten in der Mehrzahl der Fälle höhere osmotische Werte (PRELL 1953). Um bei $4n$ annähernd den gleichen Plasmolysegrad zu erzielen, mußte daher auch die Außenkonzentration etwas höher gewählt werden.

Die *empirischen* Plasmolysegrade $G_{emp.}$ (Tabelle 1 und 2, Spalte 4) verglichen wir mit den theoretischen Plasmolysegraden $G_{thr.}$ (Tabelle 1 und 2, Spalte 3). Diesen erhielten wir, indem wir den *ersten gemessenen* Plasmolysegrad zugrunde legten: Unter Anwendung der Zustandsgleichung läßt sich für jede folgende Konzentration errechnen, welchen Plasmolysegrad die Zelle einnehmen müßte, wenn sie sich wie ein ideales osmotisches System verhält.

Soweit eine Differenz zwischen $G_{thr.}$ und $G_{emp.}$ auftrat, haben wir sie als ΔV eingetragen (Tabelle 1 und 2, Spalte 5).

Schließlich bildeten wir das Produkt $C \cdot G_{emp.}$, das nach der Zustandsgleichung dem empirischen osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse (O_g) entspricht (Tabelle 1 und 2, Spalte 6).

2. Versuchsergebnisse.

Als Einzelbeispiel sei zunächst ein Versuch mit reinem Traubenzucker angeführt (Tabelle 1, Abb. 1).

Er zeigt, daß die in den verschiedenen Außenkonzentrationen gemessenen empirischen Plasmolysegrade mit den theoretisch berechneten nicht übereinstimmen, sondern in *allen* Fällen zu groß sind.

Prinzipiell gleich verhalten sich die Zellen in Rohrzucker sowie in den verschiedenen Kombinationslösungen.

Verschiedentlich ergaben sich geringe quantitative Abweichungen; wir möchten jedoch darauf verzichten, diese im einzelnen aufzuführen, da bei gleicher Kombinationslösung die Streuungen von Pflanze zu Pflanze größer waren als bei verschiedenen Lösungen und gleichen Pflanzen. Das Versuchsmaterial reicht vorerst noch nicht aus, um die Wirkung der einzelnen Zusätze zum Plasmolytikum mit Sicherheit zu beurteilen. Wir haben daher die Einzelversuche aus allen Versuchskombinationen zusammengefaßt, womit wir freilich auf eine Berechnung der mittleren Fehler verzichten mußten.

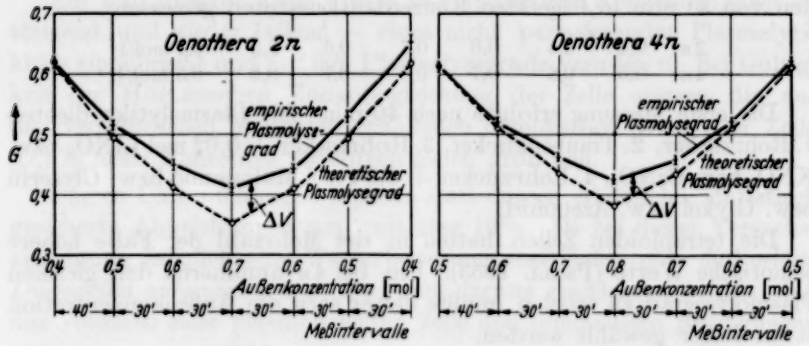

Abb. 1. *Oenothera franciscana*, Stengelepidermis. Empirische und theoretische Plasmolysegrade bei verschieden hohen Außenkonzentrationen an Traubenzucker (2*n* 32 Zellen, 4*n* 33 Zellen). Zu jedem Meßpunkt sind die einfachen mittleren Fehler angegeben.

Tabelle 1. *Oenothera franciscana, Stengelepidermis.*

Theoretische und empirische Plasmolysegrade ($G_{thr.}$ Spalte 3, $G_{emp.}$ Spalte 4) zu verschiedenen Zeiten (Spalte 1), deren Differenz ΔV (Spalte 5) sowie das Produkt $C \cdot G_{emp.}$ (Spalte 6) jeweils bei verschiedenen Außenkonzentrationen C (Spalte 2) an Traubenzucker (2*n* 32, 4*n* 33 Zellen).

	1	2	3	4	5	6
	Zeit	C	$G_{thr.}$	$G_{emp.}$	ΔV	$C \cdot G_{emp.}$
Oenothera 2*n* . .	40	0,400	0,620	0,620 ± 0,009	± 0,000	0,248
	80	0,500	0,496	0,516 ± 0,008	+ 0,020	0,258
	110	0,600	0,413	0,450 ± 0,008	+ 0,037	0,270
	140	0,700	0,354	0,412 ± 0,007	+ 0,058	0,288
	170	0,600	0,413	0,444 ± 0,007	+ 0,031	0,266
	200	0,500	0,496	0,530 ± 0,010	+ 0,034	0,265
	230	0,400	0,620	0,654 ± 0,012	+ 0,034	0,262
Oenothera 4*n* . .	40	0,500	0,614	0,614 ± 0,007	± 0,000	0,307
	80	0,600	0,512	0,521 ± 0,007	+ 0,009	0,313
	110	0,700	0,438	0,465 ± 0,006	+ 0,027	0,326
	140	0,800	0,384	0,427 ± 0,007	+ 0,043	0,342
	170	0,700	0,438	0,460 ± 0,007	+ 0,022	0,322
	200	0,600	0,512	0,524 ± 0,007	+ 0,012	0,314
	230	0,500	0,614	0,625 ± 0,007	+ 0,011	0,313

Die Durchschnittswerte *aller Versuche*, lediglich getrennt nach Valenzstufen, umfassen jeweils 244 Zellen und sind in Tabelle 2 dargestellt.

Sie bestätigen das Ergebnis des oben angeführten Einzelversuches:

1. Das gemessene Protoplastenvolumen, ausgedrückt als empirischer Plasmolysegrad $G_{emp.}$, ist regelmäßig um einen Differenzbetrag ΔV größer als der theoretische Wert.

2. Dieser Differenzbetrag ist *nicht konstant:* a) er wächst und fällt gleichsinnig mit der Veränderung der Außenkonzentration. b) Aber auch bei gleichen Außenkonzentrationen (wie sie jeweils im l. und r. Kurvenast angewendet werden) ist er bei der 2. Messung höher als bei der 1. Daher wird ΔV auch nicht wieder = 0, wenn die Anfangskonzentration erneut erreicht wird. Die entsprechenden Zahlen sind in Tabelle 3 aufgeführt, wobei die Differenz der Plasmolysegrade nur bei 0,4 mol mit ΔV identisch ist. ΔV wächst also auch mit fortschreitender Versuchsdauer.

Tabelle 2. *Oenothera franciscana, Stengelepidermis.*
Theoretische und empirische Plasmolysegrade ($G_{thr.}$ Spalte 3, $G_{emp.}$ Spalte 4) zu verschiedenen Zeiten (Spalte 1), deren Differenz ΔV (Spalte 5) sowie das Produkt $C \cdot G_{emp.}$ (Spalte 6) jeweils bei verschiedenen Außenkonzentrationen C (Spalte 2) an Traubenzucker und Rohrzucker + 0,02 mol $LiNO_3$, KNO_3, $CsNO_3$ bzw. Rohrzucker + 0,04 mol Malonamid, Glyzerin, Glykol oder Azetamid ($2n$ und $4n$ je 244 Zellen).

	1	2	3	4	5	6
	Zeit	C	$G_{thr.}$	$G_{emp.}$	ΔV	$C \cdot G_{emp.}$
Oenothera $2n$ . . .	40	0,400	0,749	0,749	± 0,000	0,300
	80	0,500	0,599	0,611	+ 0,012	0,306
	110	0,600	0,499	0,536	+ 0,037	0,322
	140	0,700	0,428	0,477	+ 0,049	0,334
	170	0,600	0,499	0,538	+ 0,039	0,323
	200	0,500	0,599	0,627	+ 0,028	0,314
	230	0,400	0,749	0,779	+ 0,030	0,312
Oenothera $4n$ . . .	40	0,500	0,621	0,621	± 0,000	0,311
	80	0,600	0,518	0,530	+ 0,012	0,318
	110	0,700	0,444	0,469	+ 0,025	0,328
	140	0,800	0,388	0,422	+ 0,034	0,338
	170	0,700	0,444	0,464	+ 0,020	0,325
	200	0,600	0,518	0,537	+ 0,019	0,322
	230	0,500	0,621	0,642	+ 0,021	0,321

3. Die Differenz ΔV ist bei $4n$ geringer als bei $2n$.

In Tabelle 1 und 2, Spalte 6 ist ferner das Produkt $C \cdot G_{emp.}$ eingetragen (= osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse). Dieses ist naturgemäß ebenfalls nicht konstant, der „O_g" mithin veränderlich. Die Veränderungen zeigt Abb. 2 besonders deutlich.

Tabelle 3. *Oenothera franciscana, Stengelepidermis.*
Plasmolysegrade der Stufenplasmolyseversuche; 1. Messung im aufsteigenden, 2. Messung im absteigenden Teil der Rohrzuckerkonzentrationsstufen.

	C	1. Messung	2. Messung	Differenz
Oenothera $2n$ . . .	0,600	0,536	0,538	+0,002
	0,500	0,611	0,627	+0,016
	0,400	0,749	0,779	+0,030
Oenothera $4n$ . . .	0,700	0,469	0,464	−0,005
	0,600	0,530	0,537	+0,007
	0,500	0,621	0,642	+0,011

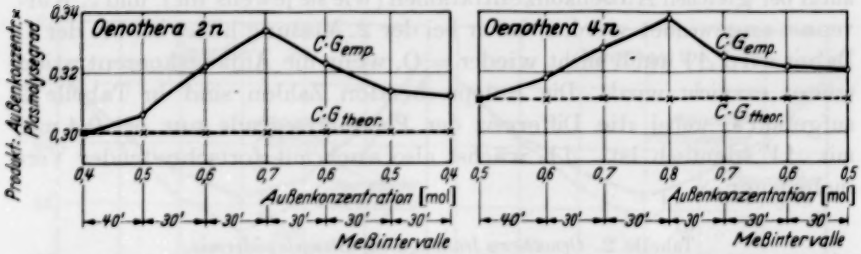

Abb. 2. *Oenothera franciscana*, Stengelepidermis. Das Produkt aus Außenkonzentration C und Plasmolysegrad $G_{emp.}$ („osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse" O_g) bei verschiedenen Konzentrationen. Die unterbrochene, horizontale Linie gibt den theoretisch zu erwartenden, konstanten O_g-Wert wieder ($2n$ und $4n$ je 244 Zellen).

3. *Besprechung der Versuchsergebnisse.*

Die Zustandsgleichung HÖFLERs

$$C \cdot G = O_g = \text{const.} \tag{1}$$

ist ein Spezialfall der Gasgleichung

$$p \cdot v = n \cdot R \cdot t = \text{const.}, \tag{2}$$

angewendet auf die Verhältnisse der lebenden Zelle. Eine Abweichung von der Konstanz des Produktes $C \cdot G$ kann durch eine Korrektur der Zustandsgleichung — analog der VAN DER WAALSschen Korrektur der Gasgleichung — beseitigt werden. Diese muß aber bei plasmometrischen Messungen wie bei der VAN DER WAALSschen Ableitung eine *Volum*korrektur sein.

Für die lebende Zelle können wir uns hierbei RESÜHR (1935) anschließen, der zur Interpretierung seiner Befunde an *Fucus*-Eiern die Druck-Volumbeziehung wie folgt formuliert:

$$p_0 (v_0 - x) = p_1 (v_1 - x). \tag{3}$$

Die Volumkorrektur x (= „nichtlösender Raum" nach RESÜHR) ist dann

$$x = \frac{v_0 p_0 - v_1 p_1}{p_0 - p_1}. \tag{4}$$

Da der Plasmolysegrad G das Protoplastenvolumen in Einheiten der entspannten Zelle (deren Volumen 1 gesetzt) angibt, kann er an

Stelle von v eingesetzt werden. Ebenso kann der Druck p durch die Konzentration C ersetzt werden. (4) geht dann über in

$$x = \frac{G_0 C_0 - G_1 C_1}{C_0 - C_1}. \tag{5}$$

In ihr ist x das „osmotisch nicht veränderliche Volumen" der Zellen, das vom gemessenen Volumen v abgezogen werden muß, damit die Gleichung (1) ihre Gültigkeit behält. Mit 100 multipliziert drückt x dieses nicht veränderliche Volumen in Prozenten der entspannten Zelle aus.

Höfler hatte bereits 1918 an *Tradescantia guaianensis* konzentrationsabhängige Differenzen gemessen; er berechnete daraus unter Zugrundelegung ganz ähnlicher Überlegungen ein entsprechendes osmotisch nicht veränderliches Volumen A als „Protoplasmaanteil" bzw. als Protoplasmakorrektur nach der Formel

$$A = \frac{O_1 - O_2}{C_1 - C_2}, \tag{6}$$

wobei O gleich dem osmotischen Wert, C gleich der Außenkonzentration ist. Da Höfler indessen mit osmotischen Werten operiert, möchten wir die Formel Resührs vorziehen, denn der „wirkliche" osmotische Wert wird besser nicht aus dem empirischen Protoplastenvolumen berechnet, sondern aus dem korrigierten Volumen $G - x$.

Wir haben für unsere Versuche zunächst das Volumen x aus den Mittelwerten der Plasmolysegrade jeweils eines Schnittes berechnet. Da jedoch die Streuung der Mittelwerte der Plasmolysegrade von Schnitt zu Schnitt weit größer war als die der Einzelzellen innerhalb eines Schnittes ($\pm 15\%$ gegenüber $\pm 3\%$), wurde aus den x-Werten der einzelnen Schnitte arithmetisch ein Mittelwert über alle Schnitte gebildet.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 und Abb. 3 zusammengestellt. Sie zeigen, daß das Volumen x *nicht konstant* ist, *im Gegensatz zur Protoplasmakorrektur* Höflers *und zum „nichtlösenden Raum"* Resührs.

Tabelle 4. *Oenothera franciscana, Stengelepidermis.*

Berechnung des „Volumens x" für die verschiedenen Konzentrationsstufen. Das Ausgangsvolumen, auf das als Anfangswert bezogen wird ($p_0 \cdot v_0$), ist immer das der niedrigsten Konzentrationsstufe.

Konzentrationsstufe, mol	Volumen x_{2n}, %	Konzentrationsstufe, mol	Volumen x_{4n}, %	x_{2n}/x_{4n}
0,4—0,5	8,64	0,5—0,6	4,95	1,75
0,4—0,6	10,83	0,5—0,7	7,68	1,41
0,4—0,7	12,31	0,5—0,8	9,41	1,31
0,4—0,6	10,17	0,5—0,7	6,06	1,68
0,4—0,5	15,18	0,5—0,6	9,60	1,58

Es ist daher nicht möglich, die hier beschriebenen Abweichungen von der Zustandsgleichung mit dem Auftreten eines *konstanten* Volumens x zu erklären. Da andererseits die Deutung eines *veränderlichen* nichtlösenden Raumes x — das unter bestimmten Umständen sogar „negativ" sein kann — zu viele Hilfsannahmen erfordert, möchten wir die Diskussion auf der Basis des oben angeführten veränderlichen Differenzvolumens ΔV weiterführen.

Das ΔV stellt zunächst offenbar nichts anderes dar als ein *Wasser*volumen, das über die rein osmotische Wasserbewegung (Ausgleich der Konzentrationsdifferenz für Wasser) hinaus in die Vakuole gelangt[1].

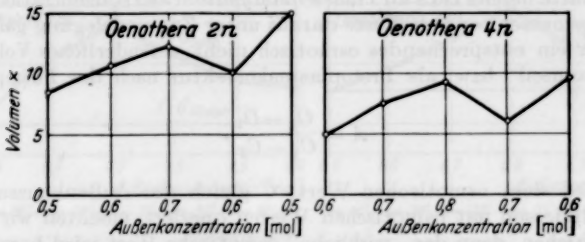

Abb. 3. *Oenothera franciscana*, Stengelepidermis. „Osmotisch nicht veränderliches Volumen x", aus den gemessenen Plasmolysegraden berechnet für verschiedene Konzentrationsbereiche. x ist nicht konstant, sein Wert ist bei $2n$ stets höher als bei $4n$ ($2n$ und $4n$ je 244 Zellen).

Der naheliegende Einwand, die als zu hoch gemessenen Plasmolysegrade kämen einfach durch Rohrzucker-*Permeation* zustande, kann leicht entkräftet werden.

a) Er ist nicht imstande, das *Absinken* des ΔV bei fallender Außenkonzentration zu erklären; hier müßte eine Rohrzucker-*Exosmose* angenommen werden.

b) Eher scheint es möglich, wenigstens die Differenz der Plasmolysegrade zu Versuchsbeginn und Versuchsende, d. h. also bei der *gleichen* Außenkonzentration (0,4 mol bei $2n$, 0,5 mol bei $4n$), auf eine inzwischen erfolgte Rohrzuckerpermeation zurückzuführen. Berechnet man indessen aus dieser Differenz eine „Permeationskonstante" nach der Formel HÖFLERS (1934), so fällt sie mit $5 \cdot 10^{-6}$ mehr als doppelt so hoch aus wie die des Erythrits ($2 \cdot 10^{-6}$, nach BOGEN 1950). Angesichts der Molrefraktionen (70,4 für Rohrzucker, 26,8 für Erythrit) ist dieser Wert sehr unwahrscheinlich.

Ähnlich verhält es sich, wenn wir annähmen, das Auftreten und die Veränderung von ΔV beruhe auf Anatonose und Katatonose: dann müßte nämlich bei steigender Außenkonzentration Anatonose, bei fallender jedoch Katatonose überwiegen. Diese Annahme läßt sich vorerst durch keine Anhaltspunkte rechtfertigen.

Das zusätzliche Wasservolumen ΔV wird augenscheinlich *nicht* durch osmotische Kräfte, sondern anderweitig in der Vakuole festgehalten. Hierfür können hauptsächlich in Betracht gezogen werden:

[1] Diese Wassermenge ist mehrfach größer als das Gesamtvolumen des Protoplasmas. Da dessen Volumen — soweit optisch kontrollierbar — sich im Verlauf eines Versuches nicht ändert, kann die zusätzliche Wassermenge nicht vom Protoplasma aufgenommen worden sein.

a) Elektrokinetische Potentiale, b) Hydratationserscheinungen in der Vakuole, c) Wasseraufnahme durch Stoffwechselprozesse, insbesondere Atmung.

a) Elektrokinetische Potentiale. Nach BRAUNER und HASMAN (1946, 1947) und STUDENER (1948) kann durch elektrokinetische Potentiale ein gewisser Betrag an Wasser nichtosmotisch in der Zelle festgehalten werden. Solche Potentiale werden durch Ionen in Konzentrationen von 0,01—0,05 mol teilweise oder ganz vernichtet, das „elektroosmotisch" gebundene Wasser verläßt die Zelle auf osmotischem Wege, und das Protoplastenvolumen wird *verringert*. Bei unseren Versuchen war jedoch auch bei Ionenzusätzen das Protoplastenvolumen stets *größer* als erwartet; wenn daher ein elektrokinetischer Effekt vorhanden ist, so wird er durch den hier beobachteten, ihm entgegengerichteten völlig überdeckt.

b) Hydratationserscheinungen. Wenn in der Vakuole hydratisierte Kolloide vorliegen, so ist deren Hydratationswasser osmotisch unwirksam, führt aber zum Auftreten eines „zusätzlichen" Wasservolumens.

Sind die Kolloide *gleichbleibend* hydratisiert, so werden sie sich bereits als ein *konstantes* Volumen x manifestieren. Dieses würde sowohl dem „nichtlösenden Raum" RESÜHRS als auch der Raumerfüllung h der Proteinmolekeln entsprechen, die nach HEINZ und NETTER (1949) beim menschlichen Blutplasma die Abweichungen von Gl. (1) bewirken.

Es sind indessen auch Fälle bekannt, in denen sich die Hydratation *verändern* kann:

1. HEINZ und NETTER berichten in der gleichen Arbeit, daß bei einer Änderung der Donnan-Verteilung auch die Hydratation der Proteine und dementsprechend h verändert wird.

2. BÜNNING beobachtete (1949) an den Vakuolen plasmolysierter Epidermiszellen von Irisblättern kleine, quellbare Lezithinkügelchen. Bei stärkerer Plasmolyse vergrößerten diese ihr Wasserbindungsvermögen (infolge Ladungsveränderung) und damit ihr Volumen, während sie bei der Deplasmolyse ihr zusätzlich gebundenes Wasser wieder abgaben.

Wenn wir auch Volumänderungen morphologisch distinkter Partikel nicht direkt beobachten konnten, so besteht doch qualitativ weitgehende Übereinstimmung. Auch in unseren Versuchen verändert sich das Volumen einer Vakuolenkomponente *parallel* mit der Konzentration der Außenlösung, d. h. gerade entgegengesetzt, wie osmotisch zu erwarten. Dabei entnehmen die Vakuolenkolloide das zusätzlich zu bindende Wasser zunächst der Vakuole. Dadurch wird aber das osmotische Gleichgewicht gestört, und neues Wasser gelangt, auf osmotischem Wege, in die Vakuole. Eine solche Art der Wasseraufnahme in die Zelle soll als *meta*osmotisch bezeichnet werden, weil sie zunächst osmotisch erfolgt; dann aber wird eine gewisse Wassermenge nachträglich als

Hydratationswasser festgelegt und somit aus dem osmotischen System herausgenommen. Diese Wassermenge wird begrenzt nicht durch das osmotische Konzentrationspotential und die Permeabilität, sondern durch das Wasserbindungsvermögen der Vakuolenkolloide.

Es muß vorerst offenbleiben, ob diese Hydratationserscheinungen als Folge von Änderungen kolloidosmotischer Potentiale auftreten, oder ob sie Reizreaktionen ähnlich der Kappenplasmolyse bzw. der Vakuolenkontraktion und -expansion sind (vgl. hierzu BOGEN 1951a). Weitere Untersuchungen hierüber sind im Gange.

Ein entsprechendes Verhalten würde übrigens auch dann zu erwarten sein, wenn eine *molekulardisperse* Komponente des Zellsaftes hydratisiert ist (analog den sog. „Hydratationsanomalien" einer Rohrzuckerlösung). Hierdurch können nennenswerte Wassermengen jedoch erst bei sehr viel stärkerer Konzentrierung festgelegt werden.

4. Wasseraufnahme durch Stoffwechselprozesse, insbesondere Atmung.

Wenn das Differenzvolumen ΔV ausschließlich auf Hydratationsphänomene zurückführbar wäre, würde es vollständig verschwinden müssen, wenn auf dem rechten Kurvenast (Abb. 1) die ursprüngliche Außenkonzentration wieder erreicht wird. Da das indessen nicht der Fall ist, sondern ein Restbetrag übrigbleibt, muß ΔV aus mindestens 2 Komponenten bestehen, wobei die zweite von der Zeit (Versuchsdauer) abhängig ist. Sie kann als eine monoton ablaufende Wasseraufnahme aufgefaßt werden.

Es ist nun mehrfach nachgewiesen worden, daß neben der osmotischen Wasserbewegung eine metabolisch kontrollierte Wasseraufnahme stattfindet, die der Atmung parallel läuft und durch Atmungsgifte hemmbar ist (REINDERS 1942, KELLY 1946, LEVITT 1946, 1948, HACKETT und THIMANN 1950, ROSÈNE 1950). Dabei wird der Transport des Wassers vermutlich durch kontraktile Proteine besorgt (GOLDACRE 1952, weitere Literatur vgl. BOGEN 1951b). Wir können experimentell nachweisen, daß auch die zeitabhängige Komponente des ΔV in der Tat durch die *Atmung* verursacht und durch Erhöhung der Atmung gesteigert, durch Blockierung der Atmung aber vernichtet werden kann (BOGEN 1953). Da wir in der vorliegenden Mitteilung nur die Tatsachen feststellen bzw. formal analysieren und auswerten wollen, während die experimentelle Analyse einer späteren Mitteilung vorbehalten bleiben soll, möchten wir uns mit dem Hinweis auf das Bestehen einer solchen Parallelität begnügen.

Insofern ein Wassertransport weder osmotisch noch metaosmotisch, sondern über „carrier"-Molekeln o. ä. erfolgt, ist er als *nichtosmotisch* = *nichtdiosmotisch* zu bezeichnen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Das Vakuolenvolumen eines Protoplasten, der sich in einer plasmolysierenden Rohrzuckerlösung

befindet, besteht aus gelöster Substanz (einschließlich der Kolloide) und aus Wasser. Der größte Teil des Wassers wird fraglos osmotisch festgehalten. Darüber hinaus existieren indessen noch weitere, nicht osmotisch festgehaltene Beträge: a) elektroosmotisch gebundenes Wasser, b) Hydratationswasser von Vakuolenkolloiden, c) metabolisch aufgenommenes Wasser. Wir haben in unserer Mitteilung vor allem die beiden letzten konstatieren können, und zwar plasmometrisch. Zusammen mit (a) sind sie *in jeder plasmometrischen Volumenbestimmung enthalten, ohne daß sie indessen zum „osmotischen Wert" der Zellen*, wie er in der Zustandsgleichung definiert ist, *in* einfacher *Beziehung stünden*. Bestimmt man daher das Volumen eines Protoplasten auf plasmometrischem Wege und extrapoliert daraus auf den osmotischen Wert, so gelangt man zu erheblich verschiedenen Werten, je nachdem, bei welcher Außenkonzentration und nach welcher Zeit gemessen wurde. Das Protoplastenvolumen ist also nicht eine bloße Funktion des osmotischen Wertes, sondern *stellt die Bilanz verschiedener Wasserbewegungen dar, die teils osmotisch, teils aber meta- und nichtosmotischer Art sind.*

C. Maximale Erhöhung des Plasmolysegrades nach beendeter Permeation.

1. Versuchsanordnung.

Wir übertrugen Schnitte von *Oenothera franciscana* $2n$ und $4n$ nach fraktionierter Vorplasmolyse in das Deplasmolytikum, bestehend aus 1 Teil Diosmotikum (Glykol) und 2 Teilen nicht permeierender „Unterlage" (Rohrzucker). Neben diesen ionenfreien Lösungen wurden ferner Kombinationslösungen verwendet, bei denen 0,04 mol Rohrzucker durch 0,02 mol $LiNO_3$, KNO_3 oder $CsNO_3$ ersetzt waren. — Konzentrationsansätze (für $2n$ und $4n$): Vorplasmolyse in 0,500 mol Rohrzucker (7 min) und 0,700 mol Rohrzucker (38 min) bzw. in 0,500 mol Rohrzucker (7 min), 0,700 mol Rohrzucker (8 min) und 0,660 mol Rohrzucker + 0,020 mol Salz (30 min). Deplasmolyse in 0,233 mol Glykol + 0,467 mol Rohrzucker bzw. 0,220 mol Glykol + 0,440 mol Rohrzucker + 0,020 mol Salz.

Die niedrigsten bei *Oenothera* für Glykol gemessenen Permeationskonstanten (vgl. PRELL 1953) sind 0,494 mol $\cdot t^{-1}$ ($2n$) bzw. 0,712 mol $\cdot t^{-1}$ ($4n$). Danach ist die Permeation von 0,233 mol Glykol spätestens nach 6 Std zu 95% beendet.

Zu dieser Zeitspanne kamen wir auf Grund folgender Überlegungen: Der Ausgleich eines osmotisch wirksamen Konzentrationsgefälles folgt gemäß dem FICKschen Diffusionsgesetz der Exponentialfunktion

$$C - c = C \cdot e^{-Dt}, \tag{7}$$

worin C die Außenkonzentration, c die Binnenkonzentration, t die Zeit und D die Diffusionskonstante ist. Durch Umformung ergibt sich

$$\ln \frac{C-c}{C} = -D \cdot t\,, \qquad t = \ln \frac{C}{C-c} \cdot \frac{1}{D}\,.$$

D ist gleich der relativen Permeationskonstante P' (COLLANDER und BÄRLUND 1933), daher wird

$$t = \frac{\ln \frac{C}{C-c}}{P'} \tag{8}$$

Da der vollständige Konzentrationsausgleich theoretisch erst nach unendlicher Zeit erreicht wird, muß zur Gewinnung eines verwendbaren *endlichen* Wertes für die Binnenkonzentration c ein der Außenkonzentration beliebig naher Wert gewählt werden. Man drückt ihn am besten in Prozenten der Außenkonzentration (Y%) aus:

$$t = \ln \frac{100}{100-Y} \cdot \frac{1}{P'} \cdot \tag{9}$$

In Anbetracht der in unseren Versuchen bei ± 5 bis ± 10% liegenden mittleren Fehler der Permeationskonstanten sind die Zeiten für eine 95%ige Annäherung an den Konzentrationsausgleich ($Y = 95$%) 61 min ($2n$) bzw. 4,2 Std ($4n$).

Die Zellen wurden zunächst in der reinen Rohrzuckerlösung ausgemessen (Plasmolysegrad G_0), dann in die isosmotischen Kombinationslösungen gebracht und darin nach 3 Std (G_3) und 6 Std (G_6) erneut vermessen. Diese empirischen G_6-Werte verglichen wir mit den theoretischen Plasmolysegraden G_∞, wie sie in der Kombinationslösung nach vollständiger Permeation des Glykolanteils zu erwarten waren.

G_∞ errechneten wir dabei aus dem G_0-Wert in 0,7 mol Rohrzucker nach der Zustandsgleichung (2) für eine Außenkonzentration von 0,467 mol Rohrzucker bzw. 0,44 mol Rohrzucker + 0,02 mol Salz. Da bei vollständiger Gykolpermeation die Konzentration an Glykol in der Außenlösung genau so hoch ist wie in der Vakuole des plasmolysierten Protoplasten (0,233 bzw. 0,220 mol), ist diese osmotisch unwirksam und bleibt beim Berechnungsansatz außer Betracht.

Wir werden auf S. 472 begründen, weshalb wir hier trotz der Erfahrungen aus den Stufenplasmolyseversuchen (Abschnitt B) die unkorrigierte Zustandsgleichung anwenden können.

2. Versuchsergebnisse.

Die in Tabelle 5 zusammengestellten Versuchsergebnisse lassen folgendes erkennen:

1. $2n$: Der theoretische Plasmolysegrad G_∞ wird in Glykol ohne Ionenzusatz auch nach 6 Std *nicht erreicht*; gleichwohl ist hier bereits nach 3 Std keine Veränderung des experimentellen Plasmolysegrades mehr festzustellen ($G_3 = G_6$). Es bleibt eine Volumendifferenz $\Delta V = -0{,}091$ (Einheiten des Plasmolysegrades). In der Kombination mit $LiNO_3$ wird der theoretische Plasmolysegrad eben erreicht, in KNO_3 und $CsNO_3$ ganz wesentlich überschritten mit $\Delta V = +0{,}152$ bzw. 0,114. Die prozentualen Abweichungen von $G_{thr.}$ sind -11, ± 0, $+19$ und $+16$%.

2. $4n$: Hier wird G_∞ sowohl in reinem Glykol als auch in Glykol + $LiNO_3$ erreicht, in KNO_3 und $CsNO_3$ ganz wesentlich überschritten:

Tabelle 5. *Oenothera franciscana, Stengelepidermis.*

Messung von Plasmolysegraden vor und nach Glykolpermeation. Spalte 2: Plasmolysegrad in reinem Rohrzucker bzw. in Rohrzucker + Salz (G_0); Spalte 3: Plasmolysegrad in isosmotischem Diosmotikum (Rohrzucker + Glykol bzw. Rohrzucker + Glykol + Salz) nach 3 Std (G_3); Spalte 4: Plasmolysegrad in der gleichen Lösung nach 6 Std (G_6); Spalte 5: theoretischer Plasmolysegrad nach vollständiger Glykolpermeation (G_∞); Spalte 6: Differenz $\Delta V = G_6 - G_\infty$, in Einheiten des Plasmolysegrades; Spalte 7: Größe des empirischen Plasmolysegrades in Prozenten des theoretischen (G_∞). Statistisch nicht gesicherte Werte in Klammern. (Werte an je 28—37 Zellen gewonnen.)

1	2	3	4	5	6	7
	Plasmolysegrade					G_6 in % von G_∞
	G_0	G_3	G_6	G_∞	ΔV	
Oenothera $2n$ in:						
Rohrzucker + Glykol rein	$0{,}553 \pm 0{,}007$	0,742	$0{,}741 \pm 0{,}014$	$0{,}832 \pm 0{,}007$	—0,091	89
„ + $LiNO_3$	$0{,}505 \pm 0{,}007$	0,710	$0{,}731 \pm 0{,}011$	$(0{,}738 \pm 0{,}007)$	(—0,007)	(99)
„ + KNO_3	$0{,}557 \pm 0{,}007$	0,860	$0{,}965 \pm 0{,}008$	$0{,}813 \pm 0{,}007$	+0,152	119
„ + $CsNO_3$	$0{,}508 \pm 0{,}009$	0,788	$0{,}854 \pm 0{,}015$	$0{,}740 \pm 0{,}009$	+0,114	116
Oenothera $4n$ in:						
Rohrzucker + Glykol rein	$0{,}541 \pm 0{,}006$	0,786	$0{,}828 \pm 0{,}017$	$(0{,}814 \pm 0{,}006)$	(+0,014)	(102)
„ + $LiNO_3$	$0{,}519 \pm 0{,}006$	0,738	$0{,}756 \pm 0{,}007$	$(0{,}754 \pm 0{,}006)$	(+0,002)	100
„ + KNO_3	$0{,}486 \pm 0{,}010$	0,792	$0{,}873 \pm 0{,}019$	$0{,}710 \pm 0{,}010$	+0,163	123
„ + $CsNO_3$	$0{,}529 \pm 0{,}004$	0,813	$0{,}910 \pm 0{,}010$	$0{,}772 \pm 0{,}004$	+0,138	118

$\Delta V = +0{,}163$ bzw. 0,138; das entspricht +23% und +18%. Damit liegen die Abweichungen etwa so hoch wie bei $2n$[1].

Wir haben hier angenommen, daß in den Kombinationslösungen mit Ionen nur das Glykol innerhalb 6 Std vollständig permeiert, während die Ionen nicht in nennenswertem Umfang aufgenommen werden. Das gleiche Bild, lediglich mit quantitativen Verschiebungen, ergibt sich, wenn man eine vollständige Permeation auch der Ionen in Rechnung stellt.

Wie auf S. 470 ausgeführt, hatten wir die Berechnung des G_∞ durchgeführt unter der Voraussetzung, daß die Zustandsgleichung ohne Korrektur gültig sei. Wenn wir stattdessen die Ergebnisse der Stufenplasmolyseversuche berücksichtigen, so ist bei fallender Konzentration (Abb. 1) der festgestellte Plasmolysegrad in Wirklichkeit niedriger als der theoretisch berechnete. Wenn wir diesen niedrigeren Wert einsetzen, so werden negative ΔV-Werte kleiner, die zahlreichen positiven Werte aber noch höher als 0,114—0,163. Die oben angeführten Effekte würden also noch verstärkt sichtbar werden.

3. Besprechung der Versuchsergebnisse.

Bei der von uns gewählten Versuchsanordnung muß nach spätestens 6 Std die Glykolpermeation zu 95% abgeschlossen sein, und es darf keine osmotische Stoffbewegung mehr stattfinden. Dieses theoretische Ergebnis trat nur in 3 von 8 Fällen ein, nämlich bei Glykol + $LiNO_3$ ($2n$) und reinem Glykol bzw. Glykol + $LiNO_3$ ($4n$). In allen anderen Fällen wurde der theoretische Plasmolysegrad nicht erreicht (Glykol bei $2n$) oder stark überschritten (Glykol + KNO_3 und Glykol + $CsNO_3$ bei $2n$ und $4n$). Auch hier entspricht in der Mehrzahl der Fälle das Protoplastenvolumen nicht den osmotischen Gegebenheiten; mithin können neben der osmotischen Aufnahme zusätzliche Stoffbewegungen stattfinden, die eindeutig als meta- bzw. nichtosmotisch bezeichnet werden müssen. Wie die Betrachtung der einzelnen Versuchsserien ergibt, sind sie verschiedener Art und können einander überlagern.

a) Glykol ohne Ionenzusatz. Hier ist besonders das Verhalten der Diploiden hervorzuheben. Obgleich das Protoplastenvolumen bereits nach 3 Std seinen maximalen Wert erreicht hat und sich im Verlaufe weiterer 3 Std nicht mehr ändert, bleibt es beträchtlich kleiner als der theoretische Wert ($\Delta V = -0{,}091$). Hierfür bieten sich zwei Diskussionsmöglichkeiten: a) Die Glykolpermeation ist unvollständig bzw. bereits nach 3 Std sistiert. Dann besteht vom ursprünglichen Konzentrationsgefälle ein „Restgefälle", das „permeatorisch unwirksam" bleibt. b) Die Glykolpermeation ist zwar vollständig, doch hat gleich-

[1] Prinzipiell ähnliche Befunde ergaben sich bei Vorversuchen an *Rhoeo discolor* mit Azetamid und Glykol; hier wurde der Konzentrationsausgleich ebenfalls überschritten oder nicht erreicht.

zeitig eine osmotische Wasserabgabe stattgefunden, die sich in einem negativen ΔV manifestiert (vgl. hierzu BOGEN 1953).

Wenn wir auch vorerst zwischen beiden Möglichkeiten noch nicht sicher entscheiden können, so lassen sich doch die Abweichungen in keinem Falle rein osmotisch erklären (z. B. Permeabilitätsherabsetzung, s. u.). Wir müssen vielmehr mit dem Interferieren nichtosmotischer Prozesse rechnen.

Das legt die Vermutung nahe, die Übereinstimmung von experimentellem und theoretischem Plasmolysegrad ($\Delta V = 0$) bei $4n$ sei kein Beweis für das Vorliegen einer vollständigen Permeation; es ist schwer sich vorzustellen, daß ein Vorgang, der bei $2n$ mit großer Intensität abläuft, bei $4n$ überhaupt nicht mehr möglich ist.

b) Glykol + Ionenzusatz. Bei Zusatz von Ionen sind die experimentellen G_6-Werte entweder gleich den theoretischen Werten ($LiNO_3$ bei $2n$ und $4n$) oder erheblich höher (KNO_3 und $CsNO_3$ bei $2n$ und $4n$); *Unter*schreitungen wie bei reinem Glykol kommen niemals vor.

Die 4 Fälle von Überschreitungen können unter keinen Umständen auf Permeabilitätserhöhung durch Ionen zurückgeführt werden: a) durch eine solche wird nicht die aufnehmbare Stoffmenge vergrößert, sondern allein die Zeit verkürzt, in der diese Menge osmotisch aufgenommen wird. Es ist daher auch wenig wahrscheinlich, daß eine Unterschreitung (wie bei reinem Glykol $2n$, vgl. S. 470) als Permeabilitätsherabsetzung zu interpretieren ist. b) Ionen wirken in der Regel permeabilitäts*herabsetzend* (BRAUNER 1930, BOGEN 1940/41, vgl. hierzu PRELL 1953).

Das Differenzvolumen ΔV, das hier wie in allen Fällen ein *Wasser*volumen ist, kann daher nicht als Folge einer *osmotischen Glykol*aufnahme betrachtet werden. Als Ursache können mehrere Faktoren diskutiert werden.

1. Unter dem Einfluß der K- bzw. Cs-Ionen wird ein gewisser Betrag an Glykol über den Ausgleich des Konzentrationsgefälles hinaus, also meta- oder nichtosmotisch, aufgenommen, der seinerseits eine ihm osmotisch entsprechende Wassermenge in der Vakuole festhält. Eine solche Vorstellung ist einstweilen physikalisch-chemisch kaum zu begründen. Es erscheint daher rationeller, die gemessene Plasmolysegradüberschreitung mit einer andersartigen *Wasser*aufnahme zu erklären. (Dabei ist zu berücksichtigen, daß eine bloße Verhinderung der metaosmotischen Wasserabgabe — wie bei Glykol $2n$ — allein niemals zu einer Überschreitung führen kann.)

2. Ähnlich wie bei den Stufenplasmolyseversuchen kann eine *meta*osmotische Wasseraufnahme eintreten, die durch Hydratationserhöhung an Vakuolenkolloiden bewirkt wird. Diese Wasseraufnahme würde hier jedoch durch Ionen ausgelöst, wobei vorausgesetzt werden muß, daß die Ionen wenigstens zum Teil in die Vakuole gelangen.

Hier lassen sich keine einfachen Inonenreihen aufstellen, sondern allenfalls die Übergangsreihe Li < Cs < K. Wir möchten indessen davon absehen, diese Reihe weiter zu diskutieren.

3. Endlich kann mit einer *nicht*osmotischen, metabolisch kontrollierten Wasseraufnahme gerechnet werden, d. h. einer mit der Atmung gekoppelten Wasserakkumulation, die gleichfalls durch die Ionenwirkung ausgelöst wird. Wir halten diese Möglichkeit, vor allem im Hinblick auf anderweitig zu publizierende Befunde (BOGEN 1953), für die wahrscheinlichste.

Wir können hier ebensowenig wie bei der Erörterung der Stufenplasmolyseversuche eine sichere Entscheidung zwischen den genannten Möglichkeiten treffen; vermutlich müssen wir mit dem Interferieren *mehrerer* Mechanismen rechnen, unter denen sich auch völlig unbekannte befinden mögen. Bedeutungsvoll erscheint, daß auch hier *meta- und nichtosmotische Effekte eindeutig konstatiert* werden konnten. *Diese werden durch gleichzeitig ablaufende Glykolpermeation nicht etwa überdeckt, sondern bleiben meßbar, wobei die Effekte mehrfach größer sein können als bei den Stufenplasmolysen* (ΔV maximal 0,163 gegen 0,058). Die Effekte wurden in beiden Fällen *nach* dem Ausgleich osmotischer Potentiale gemessen — ein Hinweis darauf, daß meta- und nichtosmotische Prozesse am stärksten sichtbar werden, wenn die osmotischen Potentiale gering sind.

D. Abschließende Betrachtung über die Stoffaufnahme.

Aus der Literatur ist bekannt, daß nicht allein Elektrolyte und Farbstoffe, sondern auch Anelektrolyte einschließlich Wasser unabhängig vom Konzentrationspotential oder über dessen Ausgleich hinaus aufgenommen werden können (BAZIN 1947, HACKETT und THIMANN 1950). Dabei wurde in einigen Fällen die Mitwirkung von Stoffwechselvorgängen, insbesondere der Atmung, sichergestellt.

Unsere Versuche bestätigen die Existenz solcher Vorgänge. Gegenüber den erwähnten Arbeiten bringen sie insofern einen Fortschritt, als sie nicht, wie in den meisten Fällen, an ganzen Gewebeblöcken, sondern an der einzelnen Zelle beobachtet und plasmometrisch erfaßt werden konnten. Mit Hilfe dieser Methode war es möglich, das Nebeneinander mehrerer nichtosmotischer Prozesse aufzudecken und wenigstens formal zu trennen, wenn auch noch nicht kausal zu analysieren. Ihre Ursachen wie ihre Bedeutung bleiben daher vorerst unklar. Ferner konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß neben atmungsgesteuerter Aufnahme auch Hydratationsphänomene eine Rolle spielen.

Diese Befunde sind für die Frage der Stoffaufnahme von einer gewissen Bedeutung. Wir konnten nachweisen, daß die meßbaren Plasmolysegrade nicht ausschließlich osmotisch bedingt sind, sondern je

nach Richtung und Ausmaß der beteiligten meta- und nichtosmotischen Prozesse verschieden ausfallen. Der Plasmolysegrad gibt keine sichere Auskunft darüber, welche Faktoren seinen Wert bestimmen, da die Zelle kein ideales osmotisches System ist. Daher muß auch der Rückschluß vom Plasmolysegrad auf den osmotischen Wert notwendigerweise zu Fehlern führen.

Mit dieser Feststellung ist es möglich, eine ganze Reihe von „Anomalien" bei der Bestimmung osmotischer Werte zu verstehen, die sich in der zellphysiologischen Literatur finden. Um die Diskussion in vertretbaren Grenzen zu halten, möchten wir nur eine Angabe herausgreifen: CURRIER (1944) hatte an Parenchymzellen der roten Rübe erhebliche Differenzen (*D*) gefunden, wenn er die grenzplasmolytisch (*P*) und kryoskopisch an Preßsäften (*C*) gemessenen osmotischen Werte miteinander verglich. Die Differenz „*PCD*" ist in der Mehrzahl der Fälle positiv, d. h. der grenzplasmolytische Wert ist höher als der kryoskopische. *PCD* ist vor allem abhängig von physiologischen Faktoren wie Alter, Entwicklungszustand, Wachstumsbedingungen; sie kann als Volumdifferenz zu unserem ΔV in Beziehung gesetzt werden. CURRIER gründet die Interpretation seiner Befunde auf die Annahme, der grenzplasmolytische Wert sei der „richtige"; der zu niedrige kryoskopische Wert käme durch Verdünnung des Preßsaftes mit Wasser oder verdünnten Lösungen zustande, die dem Cytoplasma entstammten. Uns erscheint der andere Weg zumindest gleich gut gangbar: der kryoskopische Wert liefert zuverlässige Resultate, insofern, als er die Anzahl der osmotisch wirksamen Teilchen angibt. Zu der von diesen osmotisch in der Vakuole festgehaltenen Wassermenge muß jedoch ein weiterer Wasserbetrag addiert werden, der meta- bzw. nicht osmotisch in die Vakuole gelangt. Er bewirkt eine Volumvergrößerung, die sich als höherer „osmotischer Wert" manifestiert.

Wenn schließlich aus einer plasmometrisch ermittelten Erhöhung des O_g nach der Zustandsgleichung eine „Permeationskonstante" berechnet wird, kann die erhaltene Konstante keinesfalls eine *reine Permeations*konstante sein. Sie ist vielmehr in gewissem Ausmaße verfälscht durch das Interferieren meta- und nichtosmotischer Prozesse. Sicherlich spielen die osmotischen Stoffbewegungen die überragende Rolle, vor allem, wenn das Konzentrationspotential groß ist. Insofern kann eine plasmometrisch bestimmte „Konstante" *in erster Annäherung* noch als „Permeationskonstante" verwendet werden. Das zeigen unter anderem auch die sog. „Permeationsgeraden" BOGENS (1950; vgl. auch die Diskussion von PRELL 1953). Je mehr indessen das Konzentrationsgefälle abnimmt, um so geringer wird die Bedeutung der osmotischen Vorgänge, und die meta- und nichtosmotischen gewinnen die Oberhand. Das Verhalten der Zelle stellt also immer nur eine Annäherung an das eines idealen osmotischen Systems dar, und diese Annäherung wird um so größer, je extremer die osmotischen Bedingungen sind.

Damit ist zugleich eine neue Möglichkeit gegeben, Abweichungen der experimentellen „Permeationskonstanten" bzw. Permeabilitätsreihen von theoretischen Werten zu interpretieren (BOGEN 1950). Hierin

drücken sich gar keine „spezifischen *Permeabilitäts*typen" aus, sondern besondere Formen der Stoffaufnahme oder gar *Stoffwechsel*eigentümlichkeiten.

Was die Ionenwirkungen angeht, so sind sie offenbar ebensowenig einfach kolloidchemisch zu erklären, wie die Stoffaufnahme rein osmotisch: bei hohen Ionenkonzentrationen dominieren anscheinend die einfachen, spezifischen Ionenwirkungen auf die Permeabilität (Quellung, Entquellung, Ionenreihen, vgl. BRAUNER 1930, BOGEN 1940/41); bei niedrigen Ionenkonzentrationen tritt hingegen die permeabilitätsbeeinflussende Ionenwirkung zurück zugunsten unspezifischer Ioneneffekte (PIRSON und SEIDEL 1950, BOGEN 1951, PRELL 1953).

Wir müssen somit die Stoffaufnahme in mindestens 3 Komponenten aufgliedern:

1. Osmotische Stoffaufnahme.

Sie ist identisch mit der Permeation und stellt den rein physikalisch definierten Vorgang einer gehinderten Diffusion dar. Die osmotisch aufgenommene Stoff*menge* wird ausschließlich durch die Höhe des osmotischen Konzentrationspotentials begrenzt, die *Zeit*, in der sie aufgenommen wird, durch die Permeabilität der Grenzschichten und die Diffusionsgeschwindigkeit der permeierenden Molekeln. Die Stoffmenge wird demgemäß mit der osmotisch wirksamen Konzentration identifiziert, wenn im Zellinnern keine Änderung der freien Energie stattfindet.

2. Metaosmotische Stoffaufnahme.

Wenn *nach* der Permeation einer Substanz in das Zellinnere dort eine Veränderung der freien Energie stattfindet, entscheidet nicht mehr die Differenz der (osmotisch wirksamen) *Konzentration*, sondern die Differenz der *freien Energie* zu beiden Seiten der Grenzschicht. Dann erfolgt zwar der Stoffdurchtritt ebenfalls auf dem Wege der gehinderten Diffusion; die Menge des aufgenommenen Stoffes jedoch wird nunmehr bestimmt durch diejenigen Faktoren, die bei der Änderung der freien Energie beteiligt sind. Als solche kommen unter anderem in Frage Adsorption, chemische Bindung (z. B. an Vakuolenkolloide) und dergleichen; sie führen dann zu einer Akkumulation. Es kann damit jedoch auch eine metaosmotische Stoff*abgabe* erklärt werden (vgl. S. 467). Beide Fälle sind ausdrücklich auch für Wasser realisiert.

3. Nichtosmotische Stoffaufnahme.

Auch bei der nichtosmotischen Stoffaufnahme entscheidet die Änderung der freien Energie über Richtung und Ausmaß der Stoffbewegung. Zum Unterschied von den metaosmotischen Prozessen

jedoch ist der Transportmechanismus *nicht* die Diffusion, sondern eine Austauschadsorption oder ein System von „carrier"-Molekeln, das die aufzunehmenden Molekeln vorübergehend bindet und in dieser Form in das Zellinnere befördert. Die nichtosmotische Stoffaufnahme bedarf somit einer zusätzlichen Energieleistung von seiten der Zelle und ist daher oft mit der Atmung gekoppelt. Sie ist dann völlig unabhängig von einem etwaigen Konzentrationsgefälle. Ionen werden fast ausschließlich nichtosmotisch aufgenommen (LUNDEGÅRDH), aber auch Anelektrolyte (z. B. LEFÈVRE 1950) und Wasser (z. B. HACKETT und THIMANN 1950) können nachweislich auf diese Weise in die Zelle gelangen.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die gesamte Stoffaufnahme einer Zelle fast immer das Resultat einer Vielzahl zum Teil entgegengerichteter Stoffbewegungen aus allen drei Kategorien ist.

Diese Feststellung gestattet es nicht, die Frage nach der höheren Stoffaufnahme der Polyploiden eindeutig zu beantworten. Gerade hier zeigen sich die Interferenzen besonders deutlich: während die Permeabilität der Polyploiden in der Regel höher zu sein scheint als die der Diploiden (PRELL 1953), können die metaosmotischen Effekte zum Teil geringer (Stufenplasmolyseversuche, Abschnitt B), zum Teil gleich groß sein (maximale Erhöhung des Plasmolysegrades nach vollständiger Permeation, Abschnitt C), während einige nichtosmotische Prozesse intensiver sind (BOGEN 1953).

Zum Abschluß möchten wir noch darauf hinweisen, daß die *Tatbestände* der meta- und nichtosmotischen Stoffaufnahme im wesentlichen identisch sind mit der „physiologischen Permeabilität" und „aktiven Permeabilität" (HÖBER 1926). Wenn wir es bisher unterlassen haben, sie mit der an sich zutreffenden Bezeichnung „physiologische Stoffaufnahme" zu belegen, so wollten wir damit vermeiden, daß sie erneut als *Permeabilitäts*effekte interpretiert würden. Das wesentliche der meta- und nichtosmotischen Prozesse scheint uns gerade darin zu liegen, daß sie mit den Permeationsmechanismen entweder nur sehr lose oder überhaupt nicht verbunden sind. Sie können daher auch nicht als Argument gegen eine Permeabilitätstheorie verwendet werden, sondern dürften vielmehr die weit vorausschauende Formulierung RUHLANDS (1926) erst recht bestätigen, nach welcher die Ultrafiltertheorie „gleichsam den großen Grundrahmen abgeben würde, innerhalb dessen noch sehr weiter Raum wäre für das Spiel ... physiologischer Dispositionen. . . .".

Die gesamte Stoffaufnahme und ihre mannigfaltige Verflechtung aus physikalischen und physiologischen Faktoren läßt sich nicht treffender charakterisieren als mit den Worten PFEFFERS: „Die Qualität der Hautschicht bzw. der Zellhaut entscheidet aber nur darüber, ob ein

Körper überhaupt seinen Weg in das Innere der Zelle bzw. der Pflanze findet. Trifft dieses zu, so wird jedenfalls solange aufgenommen, bis der den Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtszustand innerhalb und außerhalb der Zelle erreicht ist. Durch eine dauernde Störung dieses Gleichgewichts wird demgemäß erzielt, daß eine Pflanze aus sehr verdünnten Lösungen allmählich sehr große Mengen eines Stoffes und ferner von dem einen Körper viel, von einem anderen aber nahezu nichts aufnimmt. Solche Störungen des Gleichgewichts werden aber immer bewirkt, wenn ein Energiepotential unterhalten wird, indem der in die Pflanze eingetretene Stoff irgendeine leichtere oder tiefere Umwandlung erfährt, gleichviel, ob dabei lösliche oder unlösliche Verbindungen oder Producte entstehen. Demgemäß wird das Wahlvermögen, d. h. die Stoffaufnahme, und ebenso die Stoffausgabe in quantitativer Hinsicht durch Umsetzungen und Umwandlungen — diese im weitesten Sinne genommen — also wiederum durch die vitale Thätigkeit bestimmt und regulirt" (W. PFEFFER: Pflanzenphysiologie Bd. I, 2. Aufl. 1897, S. 76).

E. Zusammenfassung.

An plasmolysierten Stengelepidermiszellen von *Oenothera franciscana* $2n$ und $4n$ werden plasmometrische Volumbestimmungen durchgeführt mit dem Ziele, die strenge Gültigkeit der osmotischen Zustandsgleichung der Zelle $C \cdot G = O_g$ zu prüfen.

1. Stufenplasmolyseversuche. Gleiche Zellen wurden in Abständen von 30 min in Rohrzuckerlösungen verschiedener Konzentrationen — steigend und wieder fallend — auf ihren Plasmolysegrad vermessen. Die erhaltenen Plasmolysegrade sind ausnahmslos größer als die auf Grund der Zustandsgleichung theoretisch berechneten. Der Differenzbetrag ist nicht konstant, sondern wächst mit der Konzentration des Plasmolytikums und der Versuchsdauer; er ist ferner bei $4n$ geringer als bei $2n$. Die aus den Plasmolysegraden berechneten O_g-Werte fallen mithin verschieden aus (Differenzen teilweise $> 10\%$). Diese Abweichung von der Zustandsgleichung läßt sich jeweils korrigieren durch die Einführung eines „osmotisch nicht wirksamen Volumens x". Dieses kann als das Volumen von Vakuolenkolloiden mit wechselnder Hydratation bzw. als ein nichtosmotisch festgehaltenes Wasservolumen interpretiert werden.

2. Maximale Erhöhung des osmotischen Wertes nach beendeter Permeation. Zum Unterschied von 1. permeierte hier eine bestimmte Menge Glykol — rein oder mit Zusatz von $LiNO_3$, KNO_3 bzw. $CsNO_3$ — in die Vakuole. Es wurde gleichfalls plasmometrisch untersucht, ob der Plasmolysegrad des Protoplasten *nach beendeter Permeation* den theoretisch zu erwartenden Wert erreicht. Von insgesamt 8 Fällen wurde er einmal nicht erreicht (Glykol bei $2n$), dreimal gerade erreicht (Gly-

kol + $LiNO_3$ bei $2n$, reines Glykol und Glykol + $LiNO_3$ bei $4n$) und viermal stark überschritten (Glykol + KNO_3 bzw. $CsNO_3$ bei $2n$ und $4n$). Die Überschreitungen machten bis zu 23% des theoretischen Wertes aus. Auch hier entspricht das gemessene Protoplastenvolumen nicht den osmotischen Gegebenheiten; die Abweichungen werden auf nichtosmotisch erfolgende Wasseraufnahme zurückgeführt.

3. In der Besprechung wird dargelegt, daß sich die gesamte Stoffaufnahme einer Zelle, *insbesondere auch die Wasseraufnahme*, zusammengesetzt aus a) osmotischer Aufnahme (Transportmechanismus: Diffusion, Begrenzung durch osmotische Konzentrationspotentiale), b) metaosmotischer Aufnahme (Transportmechanismus: Diffusion; Begrenzung durch die Differenz der freien Energie, die durch Adsorption, chemische Bindung u. a. bewirkt wird), c) nichtosmotische Aufnahme (Transportmechanismus: „Austauschadsorption", „carrier-Molekeln" u. a.; Begrenzung durch physiologische Prozesse, insbesondere die Atmung).

Die Bedeutung der Befunde für Probleme der Permeabilität, der „physiologischen Permeabilität" und der Stoffaufnahme wird erörtert.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Unterstützung der Untersuchungen.

Literatur.

Bazin, S.: C. r. Soc. Biol. Paris **141**, 224 (1947). — Bogen, H. J.: Z. Bot. **36**, 66 (1940). — Planta (Berl.) **32**, 150 (1941); **38**, 65 (1950); **39**, 431 (1951). — Zellphysiologie und Protoplasmatik. Fortschr. Bot. **13** (1951). — 1953: Im Druck. — Brauner, L.: J. wiss. Bot. **73**, 513 (1930). — Brauner, L., u. H. Hasman: Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B **11**, 1 (1946); **12**, 210 (1947). — Bünning, E.: Planta (Berl.) **37**, 431 (1949). — Currier, H. B.: Amer. J. Bot. **31**, 378 (1944). — Goldacre, R. J.: Internat. Rev. Cytol. **1**, 135 (1952). — Hackett, D. P., and K. V. Thimann: Plant Physiol. **25**, 648 (1950). — Heinz, E., u. H. Netter: Biochem. Z. **319**, 529 (1949). — Höber, R.: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 6. Aufl. Leipzig 1926. — Höfler, K.: Denkschr. ksl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **95**, 98 (1918). — Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **143**, 213 (1934). — Kelly, S. M.: J. Bot. **33**, 230 (1946). — Lefèvre, P. G., and R. J. Davies: J. Gen. Physiol. **34**, 515 (1950). — Levitt, J.: Plant Physiol. **21**, 562 (1946); **23**, 505 (1948). — Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I. Leipzig 1897. — Pirson, A., u. F. Seidel: Planta (Berl.) **38**, 431 (1950). — Prell, H.: Planta (Berl.) (1953). — Reinders, D. E.: Rec. Trav. bot. néerl. **39**, 1 (1942). — Resühr, B.: Protoplasma (Berl.) **24**, 531 (1935). — Rosene, H.: J. Gen. Physiol. **34**, 65 (1950). — Ruhland, W., u. C. Hoffmann: Planta (Berl.) **1**, 1 (1926). — Studener, O.: Planta (Berl.) **35**, 427 (1948).

Prof. Dr. H. J. Bogen u. Dr. H. Prell,
Botanisches Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

Planta, Bd. 40, S. 480—508 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE AUFNAHME VON ANELEKTROLYTEN IN ZELLEN DI- UND POLYPLOIDER PFLANZEN*.

Von

HERMANN PRELL.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. November 1952.)

Einleitung.

In den Veröffentlichungen über plasmometrische Permeabilitätsuntersuchungen wurde bisher das Problem der Stoffaufnahme im wesentlichen als ein Problem der Permeabilität diskutiert: Die Stoffaufnahme, gemessen als Volumen plasmolysierter Protoplasten, ist die Folge eines Ausgleiches osmotischer Potentiale, wobei die Aufnahmegeschwindigkeit durch die Permeabilität bestimmt wird.

Inzwischen sind jedoch eine Anzahl von Mechanismen der Stoffaufnahme bekanntgeworden, die eindeutig nicht rein osmotischer Art sind (z. B. LUNDEGÅRDH 1950, HACKETT und THIMANN 1950 u. a.). Nachdem BOGEN und PRELL (1953, vgl. vorstehende Mitteilung) der Nachweis solcher Vorgänge sogar plasmometrisch gelungen ist, kann eine plasmometrisch ermittelte „Permeationskonstante" lediglich als Ergebnis gleichzeitig ablaufender osmotischer (permeatorischer) und nicht osmotischer Prozesse angesehen werden. — In der vorliegenden Mitteilung sollte daher versucht werden, beide in der Permeationskonstante enthaltenen Faktoren voneinander zu trennen.

Eine solche Trennung erscheint methodisch dann möglich, wenn es gelingt, die osmotische und die nicht osmotische Stoffaufnahme durch den gleichen experimentellen Eingriff unterschiedlich zu beeinflussen. Hierüber liegen bereits in den Untersuchungen BOGENS (1940/41) über die Wirkung von Einsalzlösungen auf die Permeationskonstanten verschiedener Diosmotika einige Anhaltspunkte vor. In diesen Versuchen konnten die Permeationskonstanten von Harnstoff und Glycerin durch Ionenzusatz wie folgt verändert werden: In *hohen* Ionenkonzentrationen ergaben sich *erniedrigte* Permeationskonstanten, die auf Permeabilitätsveränderungen gemäß den physikalisch-chemischen Eigenschaften der

* Teil einer Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Marburg. Die Untersuchungen wurden von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. J. BOGEN, angeregt. Ihm danke ich besonders für das große Interesse und die stete Förderung der Arbeit.

Ionen zurückführbar waren. In *niedrigen* Ionenkonzentrationen traten jedoch *Erhöhungen* der Permeationskonstanten auf, die sich insbesondere wegen der unspezifischen Ionenwirkung nicht widerspruchsfrei als Permeabilitätsveränderungen deuten ließen, sondern vermutlich auf meta- oder nichtosmotische Vorgänge zurückzuführen sind. Wir verwendeten daher zur Beeinflussung der Permeationskonstanten gering konzentrierte Ionenzusätze zum Diosmotikum.

Ferner ist bekannt, daß sich di- und polyploide Pflanzen sowohl in ihren Permeationskonstanten als auch in anderen zellphysiologischen Kenngrößen unterscheiden (z. B. osmotischer Wert, Plasmolysezeit; Ehrensberger 1948, Bogen 1949, Bogen und Prell 1953). Es ist aber durchaus fraglich, ob die Genomverdoppelung alle in einer Permeationskonstante enthaltenen Faktoren gleichmäßig beeinflußt, oder ob ein einzelner Faktor — etwa die Permeabilität — bevorzugt verändert wird. Wir untersuchten daher an di- und polyploiden Pflanzen die Wirkung der Genomverdoppelung auf die gesamte Stoffaufnahme. Darüber hinaus versuchten wir an Hand des Einflusses geringkonzentrierter Einsalzlösungen den jeweiligen Anteil permeatorischer und nicht permeatorischer Prozesse an der Veränderung der gesamten Stoffaufnahme zu bestimmen, um auf diesem Wege — besonders vom zell- und stoffwechselphysiologischen Standpunkte aus — einen neuen Einblick in das Polyploidenproblem zu gewinnen.

Bei der Auswertung der Ergebnisse war zu bedenken, daß bei einer Pflanze sowohl Zellen verschiedener Gewebe als auch einzelne Zellen innerhalb eines Gewebes durch Endomitosen ein Vielfaches des normalen Chromosomensatzes enthalten können (Wulff 1937, Geitler 1940, Reitenberger 1949, v. Witsch und Flügel 1951). Außerdem ist bei polyploiden Zellen nicht mit Sicherheit auszuschließen, daß Aneuploidie vorliegt. Die eben angedeuteten Möglichkeiten verschiedener zytologischer Struktur konnten jedoch aus methodischen Gründen nicht berücksichtigt werden, da zellphysiologische und zytologische Untersuchungen nicht an der gleichen Zelle ausgeführt werden können. Wenn daher im folgenden von di- und polyploiden Zellen gesprochen wird, so sind damit stets Zellen di- und autopolyploider Pflanzen gemeint.

Experimenteller Teil.

A. Methodik.

1. Allgemeines.

Zur Messung der Permeationskonstanten (PK bzw. PKn) diente die plasmometrische Methode nach Höfler 1934 (Totalversuch), Hofmeister 1935 (Partialversuch) und Bogen 1938 (Vorplasmolyse in Rohrzucker). Die Anwendung der Partialmethode war insbesondere für die schnell permeierenden Stoffe Azetamid und Glykol geboten. Um die so erhaltenen PKn mit denen der Totalversuche vergleichen zu können, wurden sie nach Formel (1) umgerechnet.

Die verwendete Formel ist gegenüber der von HOFMEISTER aufgestellten modifiziert und gestattet eine physikalische Interpretation wie folgt: Es wird unterschieden zwischen der osmotisch wirksamen Außenkonzentration C_0 (z. B. Rohrzucker + Diosmotikum) und der nur permeatorisch wirksamen Außenkonzentration C_p. Demzufolge gibt die relative PK (P') diejenige Stoffmenge in Molen an, die in der Zeiteinheit je Einheit des permeatorisch wirksamen Konzentrationsgefälles eindringt.

$$P' = \frac{\Delta G \cdot C_o}{C_p - G \cdot C_o \cdot t_1'}; \qquad P' = \frac{\Delta G}{\frac{C_p}{C_0} - G \cdot t_1'} \tag{1}$$

Im Totalversuch ist $C_p = C_o$; dann ergibt sich nach HÖFLER (1934)

$$P' = \frac{\Delta G}{1 - G \cdot t_1'}$$

Die Gültigkeit der Formel (1) ließ sich im allgemeinen bestätigen: Sowohl bei Rhoeo discolor (Klon 16, vgl. BOGEN 1940) als auch bei Oenothera franciscana waren die im Partialgefälle gemessenen PKn gleich denen des Totalgefälles bzw. denen verschiedener Partialgefälle (z. B. Rohrzucker : Diosmotikum 1 : 2 und 2 : 1, s. Tabelle 1). Abweichungen traten nur dann auf, wenn 1. die Meßzeiten der PKn in verschiedenen diosmotischen Konzentrationen sehr unterschiedlich waren (Tabelle 1: Oenothera $2n$ total und partial) oder 2. der Plasmolysegrad des Protoplasten unter den „kritischen" Wert fällt („kritischer Plasmolysegrad": RUHLAND, ULLRICH und ENDO 1938; vgl. Rhoeo-Totalversuch 0,5 mol in Tabelle 1).

Tabelle 1. *Absolute Permeationskonstanten von Glyzerin bei Rhoeo discolor, sowie die von Glykol bei Oenothera franciscana $2n$ und $4n$ im Total- und Partialversuch.* Die Werte des Partialversuches wurden auf das Totalgefälle umgerechnet.

	Konzentrationen in mol/l		Meßzeit (min)	Permeationskonstante $\cdot 10^{-5}$
	osmotisch	permeatorisch		
Rhoeo $2n$, Klon 16				
total	0,300	0,300	70	21,08 ± 1,41
partial	0,300	0,200	70	19,84 ± 2,18
partial	0,300	0,100	70	22,26 ± 1,45
total	0,350	0,350	70	18,19 ± 0,90
total	0,400	0,400	70	21,47 ± 1,80
total	0,450	0,450	70	22,99 ± 2,00
total	0,500	0,500	70	12,23 ± 1,19
total	0,400	0,400	140	13,82 ± 0,70
partial	0,400	0,300	140	16,37 ± 1,19
partial	0,400	0,200	140	13,79 ± 0,53
Oenothera $2n$				
total	0,700	0,700	7	77,33 ± 5,23
partial	0,700	0,233	30	44,45 ± 1,86
partial	0,700	0,140	30	41,91 ± 3,97
Oenothera $4n$				
total	0,700	0,700	7	10,94 ± 6,76
partial	0,700	0,233	30	93,95 ± 4,71
partial	0,700	0,140	30	60,38 ± 4,29

Da es in der vorliegenden Arbeit auf die Vergleichbarkeit verschiedener Pflanzen und Valenzstufen ankam, mußten die relativen PKn in absolute umgerechnet werden (COLLANDER und BÄRLUND 1933, „Permeabilitätskonstante": HÖFLER 1934):

$$P = \frac{V}{O} \cdot P' \cdot a; \qquad \frac{V}{O} = \frac{\left(\bar{l} - \frac{b}{3}\right) \cdot b}{4\bar{l}}; \qquad \frac{V}{O} = Q \qquad \text{Dimension: } \frac{\text{mol} \cdot \text{cm}}{t} \qquad (2)$$

Q = Volumen/Oberfläche des Protoplasten (Rechenfaktor zur Erleichterung der Übersicht)
V = Volumen des Protoplasten
O = Oberfläche des Protoplasten
a = Vergrößerungsfaktor des Mikroskops
$\bar{l}$ = mittlere Protoplastenlängen innerhalb der Meßintervalle l_1—l_2 bzw. l_2—l_3.
b = Zellbreite
t = Zeit

Versuchstechnik. Neben den üblichen Vorsichtsmaßregeln (HÖFLER 1934, BOGEN 1940) wurden die nachstehenden Gesichtspunkte besonders berücksichtigt: Verwendung gleichmäßigen Materials mit langgestreckten Zellen und anthozyangefärbten Vakuolen, die eine exakte Messung erleichtern. Zur Erreichung einer optimalen Plasmolyseform wurden die Schnitte meist erst nach einer Wässerung in die fraktionierte Vorplasmolyse gebracht (meist 2—3 Passagen ansteigender Rohrzuckerkonzentrationen; vgl. BOGEN 1940). Bei Versuchen mit Einsalzlösungen übertrugen wir die Schnitte erst nach vollständiger Abrundung der Protoplasten in das kombinierte Plasmolytikum (Rohrzucker + Salz).

Alle Versuche wurden an der Epidermis ausgeführt. Wir verfertigten daher Oberflächenschnitte mit 2—3 intakten subepidermalen Zellschichten, die unter Umständen Interzellularen enthielten; gegebenenfalls mußte aus diesen durch Infiltration die Luft entfernt werden.

Als Vorplasmolytikum verwendeten wir Rohrzucker bzw. bei den Versuchen mit Einsalzlösungen eine der Kontrolle (reiner Rohrzucker) isosmotische Lösung von Rohrzucker + 0,02 mol Salz. Anschließend wurde mit zwei langsam permeierenden (Glyzerin, Malonamid) und zwei schnell permeierenden Diosmotika (Glykol, Azetamid) deplasmolysiert. Jedes Diosmotikum kombinierten wir in den Versuchsreihen mit Einsalzlösungen, jeweils 0,02 mol (osmotischer Wert 0,04 mol) eines der Salze $LiNO_3$, KNO_3 oder $CsNO_3$. Dabei erniedrigten wir im Totalversuch die Konzentration des Diosmotikums um 0,04 mol, während im Partialversuch die Konzentrationen des Diosmotikums und der Rohrzuckerunterlage entsprechend ihrem Anteil an der osmotischen Gesamtkonzentration vermindert wurden.

Beispiel der Konzentrationsansätze eines Partialversuches 1:2 (1 Teil Diosmotikum: 2 Teile Rohrzucker):

Vorplasmolyse.

Kontrollversuch:	0,200	0,400	0,600 mol Rohrzucker	
Versuch mit Einsalzlösung:	0,200	0,400	0,600	0,560 mol Rohrzucker + 0,020 mol Salz

Deplasmolyse.

Kontrollversuch:	0,200 mol Diosmotikum	+ 0,400 mol Rohrzucker
Versuch mit Einsalzlösung:	0,187 mol Diosmotikum	+ 0,373 mol Rohrzucker + 0,020 mol Salz

In jedem Schnitt wählten wir 10 Zellen aus und bestimmten von jeder Zelle durch 3 Protoplastenlängenmessungen in konstanten Zeitabständen 2 PKn, aus denen der Mittelwert gebildet wurde. Die Meßabstände waren für ein Diosmotikum an verschiedenen Objekten möglichst gleich lang bemessen. Die Bestimmung der PKn unternahmen wir nur oberhalb des kritischen Plasmolysegrades. Jede Versuchskombination konnte an mindestens 3 Schnitten ausgeführt werden, so daß für jede einzelne Kombination etwa 30 Werte zur Verfügung standen. Schnitte mit häufig auftretenden „Rückwärtsbewegungen" (während des Permeationsversuches ablaufende Protoplastenkontraktionen) werteten wir nicht aus. Auf diese Weise konnten 4500 PKn in etwa 150 Versuchskombinationen bestimmt werden. Auf eine Veröffentlichung der Versuchs- und Rechenprotokolle, wie es bei manchen vergleichend protoplasmatischen Untersuchungen üblich ist, müssen wir aus Raummangel verzichten; sie würden etwa 920 Druckseiten beanspruchen. — Alle Versuche führten wir bei Zimmertemperatur durch.

Verwendete Substanzen.

Malonamid (Md):	Schuchardt: für analytische Zwecke
Glyzerin (Glz):	Riedel-de Haën: bidest. D 1,230 für Analyse
Glykol (Glk):	Schering: ohne Angabe des Reinheitsgrades
Azetamid (Azd):	Schering: für wissenschaftliche Zwecke
$LiNO_3$:	Merck: ohne Angabe des Reinheitsgrades
KNO_3:	Merck: p. a.
$CsNO_3$:	Merck: ohne Angabe des Reinheitsgrades
Rohrzucker:	Handelsware (osmotische Korrektur nach URSPRUNG, vgl. BRAUNER 1932).
Wasser:	doppelt destilliert, davon einmal über Quarz.

Statistische Auswertung. Aus den Werten jeder einzelnen Versuchskombination berechneten wir den Mittelwert und dessen mittleren Fehler (Verwendung der SHEPPARDschen Korrektur; vgl. FISHER 1938). Mit Hilfe des t-Testes ließ sich weiterhin feststellen, ob die Mittelwerte gegeneinander statistisch zu sichern waren. Dazu wurde in einer p-Tabelle für den berechneten t-Wert und die Freiheitsgrade der zugehörige p-Wert aufgeschlagen. Als gesicherter Unterschied wurde nur ein $p < 0{,}01$ gewertet.

2. *Die Versuchsobjekte*[1].

Antirrhinum majus, Sippe 50, diploid und tetraploid.

Wir kultivierten die Pflanzen in Töpfen im Freien, da sich die Pflanzen dabei kaum verzweigten und stärker Anthozyan ausbildeten. Die Versuche wurden von Ende April bis Ende Juni 1950 sowie im August 1951 durchgeführt.

Da uns aus der Literatur keine verwertbaren Angaben über das zellphysiologische Verhalten von Antirrhinum vorlagen, prüften wir zunächst, welche Gewebeteile sich überhaupt für eine plasmometrische Bearbeitung eigneten. Nach zahlreichen Versuchen erwies sich lediglich an blühenden und fruchtenden Exemplaren die Epidermis der Blattunterseite über der Mittelrippe als gut brauchbar, wobei wir aber nur Blätter der 5 untersten Nodien zur Anfertigung der Schnitte verwendeten. Unter Verzicht auf eine Wässerung — nach dieser trat stets der

[1] Für die Überlassung des Pflanzenmaterials sei an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. F. OEHLKERS (Bot. Inst. der Univ. Freiburg i. Br.), Herrn Prof. Dr. W. RUDORF (Max Planck-Institut für Züchtungsforschung Voldagsen) und Herrn Dr. A. HASELWARTER (St. Blasien) herzlich gedankt.

Zelltod im Plasmolytikum ein — brachten wir die Schnitte sofort in die 1. Konzentrationsstufe der fraktionierten Vorplasmolyse, mit der gleichzeitig infiltriert wurde. Während des ganzen Versuches war in den plasmareichen Zellen Protoplasmaströmung zu beobachten. Die „osmotischen Werte" der beiden Valenzstufen lagen relativ so nahe beieinander, daß für die Vorplasmolyse bzw. Deplasmolyse di- und tetraploider Zellen die gleichen Konzentrationen verwendet werden konnten. Die Vorplasmolysezeit betrug 140 min.

Konzentrationsansätze der Diosmotika.

Malonamid:	Partialversuch 1 : 1	(Diosmotikum/Rohrzucker)
Glyzerin:	Totalversuch	(ohne „Rohrzuckerunterlage")
Glykol:	Partialversuch 1 : 2	
Azetamid:	Partialversuch 1 : 2	

Oenothera franciscana, diploid, triploid und tetraploid.

Die Versuche wurden im September 1950 und 1951 durchgeführt. Wir verwendeten die Stengelepidermis der Blattspur zwischen dem 3. und 5. Internodium eines blühenden Rosettentriebes und verfuhren bei der Technik der Schnittherstellung wie Bogen (1949). Die Schnitte wurden maximal 13 Std gewässert, wobei in ungünstigen Fällen bis zu 50% der Epidermiszellen nesterweise abstarben. Um einem Einfluß dieses Übelstandes auf die PKn zu begegnen, verwendeten wir von vielen angefertigten Schnitten nur die besten (etwa 10—25% abgestorbene Zellen) und bestimmten an denjenigen Zellen PKn, die abgestorbenen nicht unmittelbar benachbart lagen. Leider konnte auf eine Wässerung nicht verzichtet werden, da sich sonst die Zellen in der Vorplasmolyse nicht abrundeten oder in Teilprotoplaste zerrissen. Die Vorplasmolyse blieb wie bei Bogen auf 45 min beschränkt. Die „osmotischen Werte" der $2n$, $3n$ und $4n$ Form waren kaum unterschieden, so daß wir für alle Valenzstufen die gleiche osmotisch wirksame Außenkonzentration verwenden konnten, ohne dabei zu große Unterschiede im anfänglichen Plasmolysegrad zu setzen oder dem kritischen Plasmolysegrad zu nahe zukommen.

Konzentrationsansätze der Diosmotika.

Malonamid:	Partialversuch 2 : 1	
Glyzerin:	Partialversuch 2 : 1	
Glykol:	Partialversuch 1 : 2	
Azetamid:	Partialversuch 1 : 2	

Rhoeo discolor, diploid und tetraploid.

Die Versuche mit je einem Klon der di- und tetraploiden Form liefen im Juni und Juli 1951. Für die Messungen wurden die Epidermiszellen der Blattunterseite über der Mittelrippe verwendet. Im Gegensatz zu den früheren Erfahrungen Bogens (1940) zeigten die Zellen am Ende des 1. Blattdrittels die gleichmäßigste konvexe Plasmolyseform. Die am Vortage verfertigten Schnitte kamen nach der Wässerung (13 bis höchstens 18 Std) in die Vorplasmolyse (100 min). Die osmotischen Werte der $2n$ und $4n$ Pflanzen waren sehr stark unterschieden (Tabelle 2), so daß zur Gewährleistung eines etwa gleichen Plasmolysegrades bei $2n$ und $4n$ verschieden hypertonische Versuchskonzentrationen gewählt werden mußten.

Konzentrationsansätze der Diosmotika.

Malonamid:	Totalversuch
Glyzerin:	Totalversuch
Glykol:	Partialversuch 1 : 2
Azetamid:	Partialversuch 1 : 2

B. Ergebnisse.

1. „Osmotische Werte."

Die „osmotischen Werte" (Tabelle 2; berechnet nach der HÖFLERschen Zustandsgleichung) wurden in Konzentrationen gemessen, die der osmotisch wirksamen der Permeationsversuche entsprachen.

Tabelle 2. *Osmotische Werte von Antirrhinum majus, Oenothera franciscana und Rhoeo discolor 2n und 4n in mol.*

Die Messung erfolgte in Rohrzucker außer bei [1], wo Traubenzucker verwendet wurde. Die osmotischen Werte von Oenothera stammen aus Freiburg. Göttingen und Marburg. 1950 wurde von Oenothera auch 3 *n* gemessen.

		Osmotische Werte in mol		
		2*n*	4*n*	
Antirrhinum	1950 Marburg	0,845 ± 0,013	0,847 ± 0,010	$4n = 2n$
	1951 Marburg	0,599 ± 0,010	0,503 ± 0,008	$4n < 2n$
Oenothera	1948 Freiburg (BOGEN)	0,24	0,25	$4n = 2n$
	1949 Göttingen	0,396 ± 0,004	0,475 ± 0,004	$4n > 2n$
	1950 Marburg	0,378 ± 0,007	0,431 ± 0,006	$4n > 3n > 2n$
		3*n*: 0,408 ± 0,004		
	1951 Marburg	0,288 ± 0,005 [1]	0,324 ± 0,004 [1]	$4n > 2n$
		0,352 [1]	0,363 [1]	$4n = 2n$
		0,395	0,350	$4n < 2n$
	Mittel 1951:	0,345	0,346	$4n = 2n$
Rhoeo	1951 Marburg	0,211 ± 0,002	0,164 ± 0,002	$4n < 2n$

Antirrhinum. In dem feuchten Jahre 1951 lagen die osmotischen Werte etwa 30% tiefer als 1950. Ein gesicherter Unterschied zwischen den Valenzstufen war nur 1951 festzustellen:

$$oW_{4n} < oW2_{n}.$$

Oenothera. Die Werte differierten in den einzelnen Jahren ähnlich wie bei Antirrhinum; nur 1949 und 1950 ließ sich ein Unterschied zwischen den Valenzstufen sichern:

$$oW_{4n} > oW_{3n} > oW_{2n}.$$

Bei *Rhoeo* lagen die Werte der tetraploiden Zellen stets niedriger als die der diploiden:

$$oW_{4n} < oW_{2n}.$$

Die BECKERsche Regel (BECKER 1931), nach der $oW_{4n} < oW_{2n}$ ist, läßt sich somit für Antirrhinum und Rhoeo bestätigen. Bei Oenothera ist hingegen in der Mehrzahl der Fälle, wie auch BOGEN (1949) schon feststellte, $oW_{4n} > oW_{2n}$. Gelegentlich konnte jedoch auch das umgekehrte Verhältnis beobachtet werden; daher lassen sich 1951 beim Gesamtdurchschnitt aller Werte die Unterschiede zwischen den einzelnen Valenzstufen nicht mehr sichern. — Auf eine Diskussion dieser

Befunde wollen wir verzichten, da sie bereits von BOGEN (1949) vorgenommen worden ist.

Wie in der Arbeit von BOGEN und PRELL (1953) dargelegt wurde, ist der „osmotische Wert bei Grenzplasmolyse" (gewonnen aus der Extrapolation des Protoplastenvolumens bei hypertonischer Außenkonzentration auf das Volumen bei Grenzplasmolyse, d. h. also isotonischer Außenkonzentration) zumindest bei Oenothera nicht unabhängig von der plasmolytischen Außenkonzentration. Weiterhin sind die Differenzen, die sich bei verschiedenen Außenkonzentrationen ergeben,

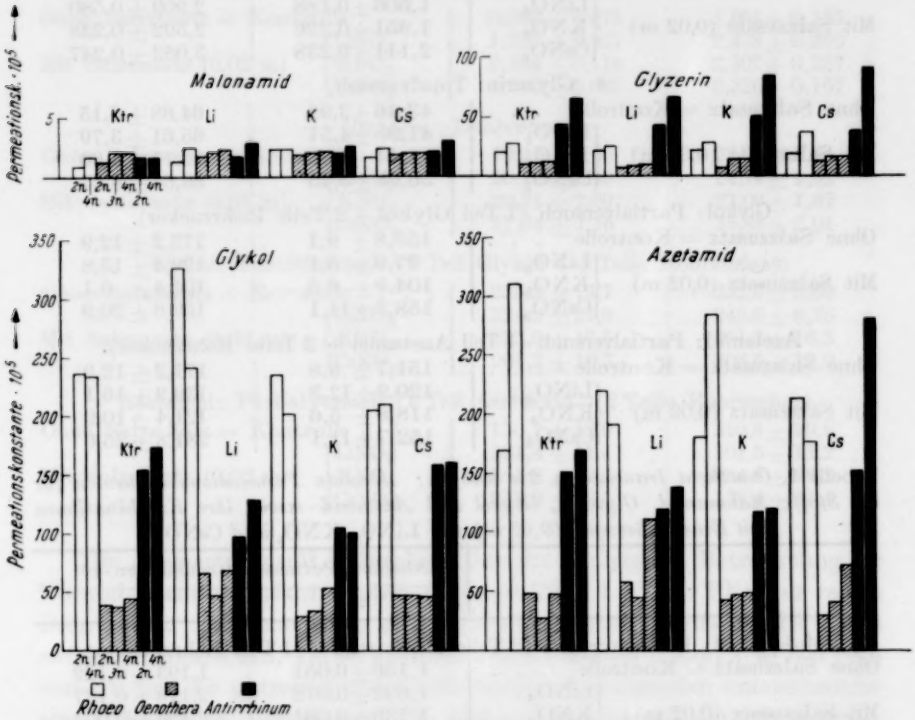

Abb. 1. Absolute Permeationskonstanten (PK) von *Rhoeo discolor* $2n$, $4n$, *Oenothera franciscana* $2n$, $3n$, $4n$ und *Antirrhinum majus* $2n$ und $4n$ für die Stoffe Malonamid, Glyzerin, Glykol und Azetamid jeweils rein (Kontrolle = Ktr) und mit Zusatz von 0,02 mol $LiNO_3$ (Li), KNO_3 (K) und $CsNO_3$ (Cs). Nebeneinanderliegende Säulen gleicher Zeichnung stellen die Höhe der Permeationskonstanten di- und tetraploider Pflanzen (Rhoeo, Antirrhinum) bzw. di-, tri- und tetraploider Pflanzen (Oenothera) dar.

bei $2n$ und $4n$ verschieden. Die nach der HÖFLERschen Zustandsgleichung (1918) berechneten „osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse" der beiden Valenzstufen sind demnach mit jeweils verschieden großen Fehlern behaftet; damit wird die quantitative Vergleichbarkeit der Werte in Frage gestellt.

II. Permeationskonstanten.

Die absoluten PKn(P) der 3 Objekte sind zunächst in den Tabellen 3, 4 und 5 sowie in Abb. 1 zusammengestellt.

Tabelle 3. *Antirrhinum majus 2n und 4n: Absolute Permeationskonstanten für die Stoffe Malonamid, Glyzerin, Glykol und Azetamid sowie ihre Kombinationen mit Einsalzlösungen (0,02 m) von* $LiNO_3$, KNO_3 *und* $CsNO_3$.

	Absolute Permeationskonstanten · 10^5	
	2n	4n
Malonamid: Partialversuch (1 Teil Malonamid + 1 Teil Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	1,606 ± 0,188	1,547 ± 0,131
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	1,606 ± 0,188	2,909 ± 0,580
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	1,951 ± 0,226	2,592 ± 0,238
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	2,111 ± 0,238	3,062 ± 0,247
Glyzerin: Totalversuch.		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	43,46 ± 3,91	64,68 ± 3,15
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	41,95 ± 4,31	65,61 ± 3,79
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	48,44 ± 4,03	82,71 ± 4,60
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	36,68 ± 3,45	89,64 ± 6,57
Glykol: Partialversuch (1 Teil Glykol + 2 Teile Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	155,8 ± 9,1	173,2 ± 12,9
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	97,0 ± 5,1	129,4 ± 13,8
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	104,9 ± 6,5	101,4 ± 6,1
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	158,3 ± 11,1	159,6 ± 20,9
Azetamid: Partialversuch (1 Teil Azetamid + 2 Teile Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	151,7 ± 8,8	171,2 ± 12,9
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	120,9 ± 12,3	139,9 ± 16,1
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	118,8 ± 5,6	121,4 ± 10,9
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	152,7 ± 11,1	281,8 ± 25,6

Tabelle 4. *Oenothera franciscana 2n und 4n: Absolute Permeationskonstanten für die Stoffe Malonamid, Glyzerin, Glykol und Azetamid sowie ihre Kombinationen mit Einsalzlösungen (0,02 m) von* $LiNO_3$, KNO_3 *und* $CsNO_3$.

	Absolute Permeationskonstanten · 10^5	
	2n	4n
Malonamid: Partialversuch (2 Teile Malonamid + 1 Teil Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	1,150 ± 0,051	1,193 ± 0,122
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	1,632 ± 0,072	2,178 ± 0,137
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	1,739 ± 0,061	2,120 ± 0,074
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	1,752 ± 0,070	1,953 ± 0,125
Glyzerin: Partialversuch (2 Teile Glyzerin + 1 Teil Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	8,32 ± 0,44	10,17 ± 0,64
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	5,49 ± 0,29	7,93 ± 0,57
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	4,35 ± 0,50	13,47 ± 0,08
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	10,37 ± 0,75	14,52 ± 1,17
Glykol: Partialversuch (1 Teil Glykol + 2 Teile Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	37,78 ± 2,61	42,71 ± 3,86
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	64,76 ± 3,70	68,03 ± 3,51
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	28,24 ± 1,08	52,93 ± 3,15
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	45,83 ± 4,73	45,45 ± 3,12
Azetamid: Partialversuch (1 Teil Azetamid + 2 Teile Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	48,34 ± 3,74	48,24 ± 2,82
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	58,12 ± 5,82	111,62 ± 9,87
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	43,07 ± 3,35	49,02 ± 2,98
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	30,15 ± 1,63	73,10 ± 7,14

Tabelle 5. *Rhoeo discolor 2n und 4n: Absolute Permeationskonstanten für die Stoffe Malonamid, Glyzerin, Glykol und Azetamid sowie ihre Kombinationen mit Einsalzlösungen (0,02 m) von* von $LiNO_3$, KNO_3 *und* $CsNO_3$.

	Absolute Permeationskonstanten · 10^5	
	2n	4n
Malonamid: Totalversuch.		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	0,866 ± 0,074	1,604 ± 0,133
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	1,237 ± 0,057	2,478 ± 0,260
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	2,354 ± 0,118	2,307 ± 0,257
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	1,592 ± 0,093	2,326 ± 0,167
Glyzerin: Totalversuch.		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	19,15 ± 1,20	27,09 ± 1,44
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	20,18 ± 0,99	24,74 ± 1,52
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	20,71 ± 2,00	27,09 ± 1,67
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	17,54 ± 1,16	35,83 ± 2,01
Glykol: Partialversuch (1 Teil Glykol + 2 Teile Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	235,2 ± 13,7	232,9 ± 9,69
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	324,9 ± 27,0	240,0 ± 8,75
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	233,9 ± 17,5	201,2 ± 16,3
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	204,3 ± 10,3	208,6 ± 12,9
Azetamid: Partialversuch (1 Teil Azetamid + 2 Teile Rohrzucker).		
Ohne Salzzusatz = Kontrolle . . .	170,1 ± 12,9	310,8 ± 19,8
Mit Salzzusatz (0,02 m) $LiNO_3$	221,4 ± 11,4	191,5 ± 11,2
Mit Salzzusatz (0,02 m) KNO_3	181,8 ± 8,2	284,6 ± 26,2
Mit Salzzusatz (0,02 m) $CsNO_3$	213,9 ± 12,7	178,4 ± 11,4

Die Auswertung soll in 3facher Hinsicht erfolgen: 1. Betrachtung der Normal-Permeationskonstanten (Normal-PK), d. h. der PKn der *reinen Diosmotika*. 2. Betrachtung des unterschiedlichen *Einflusses der Ionen* auf die Normal-PKn. Dabei werden in den Punkten 1. und 2. a) die PKn von $2n$ und $4n$ getrennt und b) die beiden Valenzstufen untereinander einem Vergleich unterzogen. 3. Gesamtbetrachtung der gewonnenen Ergebnisse unter dem Gesichtspunkt des Verhaltens der diploiden Zellen zu den tetraploiden.

1. Die Normal-Permeationskonstanten.

a) Getrennt nach Valenzstufen.

Diploide Zellen. In *qualitativer* Hinsicht ordnen sich die PKn der 4 Diosmotika bei allen 3 Objekten in folgender Permeabilitätsreihe (PR) (s. auch Tabelle 6).

Rhoeo: Malonamid < Glyzerin < Azetamid < Glykol
Oenothera: Malonamid < Glyzerin < Glykol ≦ Azetamid
Antirrhinum: Malonamid < Glyzerin < Glykol ≦ Azetamid

Theoretische PR nach Bogen (1950):

Malonamid < Glyzerin < Glykol < Azetamid.

Daraus ergibt sich erstens eine befriedigende Übereinstimmung der PRn der 3 Objekte untereinander; lediglich bei Rhoeo haben Glykol und Azetamid ihre Stellung vertauscht. Zweitens stimmen diese PRn mit der theoretischen überein.

Ein *quantitativer* Vergleich ist dann möglich, wenn man die empirischen Werte in Beziehung setzt zu den theoretischen, wie sie BOGEN (1950) nach einer Formel berechnete, bei welcher der jeweilige Malonamidwert des Objektes das Bezugssystem für die PKn der anderen Stoffe darstellt.

$$\log Pk_x = a_x \cdot \log PK_{Md} - b_x$$

PK_x = Permeationskonstante des Stoffes x;
PK_{Md} = Permeationskonstante für Malonamid;
a, b = Konstanten für den Stoff x;

a und b sind Konstanten, die aus den Mittelwerten zahlreicher Objekte gewonnen wurden (s. BOGEN 1950).

Tabelle 6. *Theoretische (thr.) und empirische (emp.) Permeationskonstanten von Rhoeo discolor, Oenothera franciscana und Antirrhinum majus für die Stoffe Malonamid, Glyzerin, Glykol und Azetamid.*

Innerhalb der Permeabilitätsreihe des Objektes und der jeweiligen Valenzstufe gegeneinander zu sichernde Werte sind *kursiv* gedruckt.

		Absolute Permeationskonstanten · 10^5			
		2n		4n	
		$PK_{thr.}$	$PK_{emp.}$	$PK_{thr.}$	$PK_{emp.}$
Rhoeo	Malonamid	0,87	*0,87*	1,60	*1,60*
	Glyzerin	2,72	*19,2*	4,61	*27,1*
	Glykol	138	*235*	205	*233*
	Acetamid	185	*170*	270	*311*
Oenothera	Malonamid	1,15	*1,15*	1,96	*1,96*
	Glyzerin	3,44	*8,32*	5,69	*10,9*
	Glykol	163	37,8	235	42,7
	Acetamid	217	48,3	306	48,2
Antirrhinum	Malonamid	1,61	*1,61*	1,55	*1,55*
	Glyzerin	4,61	*43,5*	5,68	*64,7*
	Glykol	205	154	200	173
	Acetamid	268	152	273	171

Die empirischen PKn weichen indessen teilweise erheblich von diesen theoretisch errechneten Werten ab (Tabelle 6). So sind die empirischen PKn für Glyzerin bei Rhoeo und Antirrhinum beträchtlich zu hoch, die von Azetamid und Glykol bei Oenothera zu niedrig.

Eine quantitative Übereinstimmung ist aber gar nicht zu erwarten; denn jene Konstanten a und b, die zur Berechnung der theoretischen PKn benutzt wurden, ergaben sich aus dem durchschnittlichen Verhalten sehr zahlreicher Objekte, wobei natürlich Besonderheiten einzelner Pflanzen nicht mehr zur Geltung kommen. Wenn wir hier also das Verhalten einzelner Objekte mit jenen Durchschnitts-

werten vergleichen, dann sind quantitative Abweichungen von der Stellung in der PR lediglich als Ausdruck gewisser Besonderheiten einzelner Objekte zu werten. Das gilt sogar in qualitativer Hinsicht, und zwar sowohl für den Platztausch von Glykol und Azetamid in der PR von Rhoeo als auch für die gleiche Größe der PKn beider Diosmotika an Oenothera und Antirrhinum. Schon die theoretischen PKn liegen im Vergleich zu Malonamid und Glyzerin verhältnismäßig nahe beieinander, so daß quantitative Abweichungen der empirischen Werte zu qualitativen Umstellungen in der PR führen können. Auch eine solche qualitative Umstellung hat daher wohl keine prinzipielle Bedeutung.

Vergleicht man die hier an Oenothera franciscana ermittelten PKn mit denen Bogens (1949) (Tabelle 7), so stimmen Malonamid und Glyzerin sehr gut überein. Bei Azetamid jedoch liegt der Wert Bogens eine Zehnerpotenz höher und erreicht damit auch den theoretischen Wert der PK. Der Grund für unsere so niedrigen Werte ist darin zu suchen, daß wir im Partialversuch (1 Teil Azetamid + 2 Teile Rohrzucker) innerhalb 30 min, Bogen dagegen im Totalgefälle innerhalb 3 min die PKn bestimmte. — Die von Bogen mitgeteilten Werte sind infolge einer unrichtigen Okularbeschriftung in der Veröffentlichung mit einem falschen Faktor der Mikroskopvergrößerung multipliziert worden. Im Einverständnis mit dem Autor bringen wir die korrigierten Werte (Multiplikation mit dem Faktor 2,32).

Tabelle 7. *Oenothera franciscana 2n und 4n: Vergleich der 1948 von* Bogen *und den in dieser Arbeit gemessenen Permeationskonstanten.*

	Stoffe	Absolute Permeationskonstanten · 10^5	
		Bogen	Prell
Oenothera 2n	Malonamid	2,34 ± 0,25	1,15 ± 0,05
	Glyzerin	13,3 ± 1,2	8,32 ± 0,44
	Acetamid	224 ± 20	48,3 ± 3,9
Oenothera 4n	Malonamid	1,74 ± 0,15	1,96 ± 0,12
	Glyzerin	11,8 ± 0,8	10,9 ± 0,6
	Acetamid	476 ± 56	48,2 ± 2,8

Tetraploide Zellen. Unter qualitativen Gesichtspunkten lassen sich die PKn der 4 Diosmotika an den 3 Objekten zu folgender PR ordnen:

Rhoeo: Malonamid < Glyzerin < Glykol < Azetamid
Oenothera: Malonamid < Glyzerin < Glykol ≤ Azetamid
Antirrhinum: Malonamid < Glyzerin < Glykol ≤ Azetamid

Bei allen 3 Objekten besteht befriedigende Übereinstimmung der empirischen und theoretischen PR.

Beim *quantitativen* Vergleich mit den theoretischen PKn trifft man auf die gleichen Verhältnisse wie bei 2*n* (Tabelle 6): Die empirische PK für Glyzerin ist bei Rhoeo und Antirrhinum zu hoch, die für Azetamid und Glykol bei Oenothera zu niedrig.

Die PKn für Malonamid und Glyzerin entsprechen sehr gut den Werten Bogens (1949), die von Azetamid sind dagegen eine Zehnerpotenz niedriger (Tabelle 7). Die Gründe dieses Verhaltens dürften die gleichen wie bei 2*n* sein.

b) Vergleich von 2n und 4n.

Qualitativ haben diploide und tetraploide Zellen die gleiche PR; *quantitativ* stimmen sie jedoch insofern nicht überein, als in beiden Valenzstufen die N-PKn von Glyzerin bei Rhoeo und Antirrhinum wesentlich zu hoch liegen, die von Glykol und Azetamid bei Oenothera zu tief.

Grundsätzlich sind indessen die Normal-PKn der tetraploiden Zellen größer, mindestens aber gleich den Werten der diploiden Zellen, niemals liegen sie statistisch gesichert tiefer (Tabelle 3, 4, 5).

2. Der Ioneneinfluß auf die Normal-Permeationskonstanten.

a) Getrennt nach Valenzstufen.

Diploide Zellen. Unter Ioneneinwirkung bleibt in der Mehrzahl der Fälle die theoretische PR qualitativ erhalten. Von den insgesamt 9 Reihen (3 Objekte, 3 Salze) entsprechen 6 der theoretischen. Eine statistisch gesicherte Umstellung erfolgt nur in 3 Reihen, und zwar tauschen immer nur die schnell permeierenden Stoffe Glykol und Azetamid ihre Stellung in der PR. So permeiert Glykol schneller als Azetamid bei Rhoeo in Kombination mit Li und K und bei Oenothera in Kombination mit Cs; jedoch ist auch auf diese Umstellung aus den oben bei den Normal-PKn angeführten Gründen (S. 491) kein Gewicht zu legen.

Wenngleich praktisch keine Umstellung der PR erfolgt, so werden doch bei den verschiedenen Objekten die einzelnen Diosmotika durch Ionen gegenüber ihrer N-PK unverkennbar beeinflußt.

Um diesen Ioneneinfluß möglichst übersichtlich zu erfassen, wurden die Normal-PKn als „Kontrollen" aufgefaßt und = 100 gesetzt, die unter Ioneneinfluß modifizierten PKn in Prozenten der „Kontrollen" ausgedrückt. Soweit in den Tabellen von 100 abweichende Zahlen auftreten, sind sie statistisch gesichert; war kein Unterschied zu sichern, setzten wir den Wert der Kontrolle (= 100) ein. Die Zahlen sind tabellarisch aufgeführt (Tabelle 8 und 9) und zwar für jedes Objekt gesondert (a), sowie für mehrere Objekte als Durchschnitt (b) 1. in Diosmotika (Vertikale) und 2. in Ionen (Horizontale); ferner wurden arithmetische Durchschnitte der einzelnen Wirkungen gebildet. (Zeile A: Durchschnitt der Ionenbeeinflussung für die einzelnen Diosmotika, Spalte B: Beeinflußbarkeit der PKn im Durchschnitt aller Diosmotika für die Ionen Li, K und Cs, sowie Vertikalspalte C: durchschnittliche Ionenbeeinflußbarkeit aller Diosmotika zusammen.) Damit verzichteten wir auf die statistische Sicherung der gewonnenen Durchschnitte. Es konnten also Berechnungsartefakte entstehen. Da aber nur Durchschnitte bei relativ gleichmäßigem Verhalten gebildet wurden und die Einzelglieder jeweils gesichert waren, kommt jenen Werten zumindest annähernd quantitative Bedeutung zu.

α) Setzt man die „Kontrollen" *aller Objekte und Diosmotika* in einer ersten Durchschnittsbetrachtung = 100%, so ergibt sich durch Ioneneinfluß (Mittelwert der 3 Ionen) eine Erhöhung der PKn um 10% (Tabelle 8b, Spalte C).

β) Prüft man auf die gleiche Weise die Ionenwirkung bei den *einzelnen Objekten* im Durchschnitt der 4 Diosmotika, so zeigt sich bei Rhoeo eine Erhöhung um 31%, bei Oenothera um 5% und bei Antirrhinum eine Erniedrigung um 7% (Tabelle 8a, Spalte C).

Tabelle 8a. *Beeinflussung der Permeationskonstanten* ***diploider*** *Zellen von Rhoeo discolor, Oenothera franciscana und Antirrhinum majus für die 4 Diosmotika Malonamid (Md), Glyzerin (Glz), Glykol (Glk) und Azetamid (Azd) durch Einsalzlösungen (0,02 m) von* $LiNO_3$, KNO_3 *und* $CsNO_3$, *ausgedrückt in Prozenten der Kontrolle (Ktr = 100).*

Zeile A: Permeabilitätsveränderung durch Alkalinitrate (als Durchschnitt der 3 Alkalisalze) für die 4 Diosmotika. Spalte B: Permeabilitätsveränderung (als Durchschnitt der 4 Diosmotika) durch die 3 Alkalinitrate. Spalte C: Permeabilitätsveränderung (als Durchschnitt der 4 Diosmotika) durch Alkalinitrate (als Durchschnitt der 3 Salze).

		Md	Glz	Glk	Azd	B	C
Rhoeo	$LiNO_3$	143	100	138	130	128	131
	KNO_3	272	100	100	100	143	
	$CsNO_3$	184	100	100	100	121	
	A	200	100	113	110		
Oenothera	$LiNO_3$	144	66	171	100	120	105
	KNO_3	151	52	75	100	95	
	$CsNO_3$	152	100	100	62	104	
	A	149	69	115	87		
Antirrhinum	$LiNO_3$	100	100	63	100	93	93
	KNO_3	100	100	68	78	86	
	$CsNO_3$	100	100	100	100	100	
	A	100	100	77	93		

Tabelle 8b. Wie Tabelle 8a, jedoch als Durchschnitt der 3 Objekte Rhoeo, Oenothera und Antirrhinum.

		Md	Glz	Glk	Azd	B	C
Durchschnitt aller Objekte	$LiNO_3$	129	89	124	110	113	110
	KNO_3	174	84	81	93	108	
	$CsNO_3$	145	100	100	87	108	
	A	149	91	102	97		

γ) In weiterer Differenzierung der eben angeführten Ergebnisse soll nunmehr noch in die *einzelnen Diosmotika* getrennt werden: aus Tabelle 8a, Zeile A ergeben sich folgende Reihen:

Rhoeo: Malonamid > Glykol > Azetamid > Glyzerin
Oenothera: Malonamid > Glykol > Azetamid > Glyzerin
Antirrhinum: Malonamid = Glyzerin > Azetamid > Glykol

d. h. bei Rhoeo z. B.: Glykol wird weniger stark durch die Alkaliionen Li, K und Cs erhöht oder stärker erniedrigt als Malonamid usw. (Diese Reihen haben natürlich nichts mit PRn zu tun!)

Bei allen 3 Objekten werden demnach die Diosmotika in gleicher Reihenfolge durch Ionen beeinflußt außer bei Antirrhinum, bei dem Glyzerin und Glykol vertauscht sind. Die Reihenfolge ist also bei allen Objekten nahezu gleich, und daher erscheint die unter β) vorgenommene Zusammennahme aller Diosmotika gerechtfertigt. *Weit wichtiger ist*

es aber, daß diese Reihenfolge unabhängig davon ist, ob die Ionen die PK erhöhen, unbeeinflußt lassen oder erniedrigen. Ferner ist aus einer solchen qualitativen Anordnung weder eine bevorzugte Ionenbeeinflußbarkeit eines hydrophilen noch eines lipophilen Stoffes zu erkennen.

δ) Beeinflussung der PKn, aufgeschlüsselt nach *einzelnen Ionen*: Li und K zeigen bei den 3 Objekten sehr starke Schwankungen in der Wirksamkeit (jedoch auch hier im Rahmen der generellen Ionenbeeinflußbarkeit der Objekte, d. h. bei Rhoeo und teilweise auch bei Oenothera häufiger im Sinne einer Erhöhung der PKn). Im Gegensatz dazu ist die Veränderung der PKn durch Cs wesentlich gleichmäßiger. Von diesen speziellen Ionenwirkungen wird bei jedem Objekt und bei jedem Ion Malonamid am stärksten betroffen (siehe γ), Glyzerin am wenigsten. Weitere Gesetzmäßigkeiten fehlen, insbesondere lassen sich *keine Ionenreihen* aufstellen, die kolloidchemischen entsprechen würden.

Tetraploide Zellen. Bei den tetraploiden Zellen sind die PRn unter Ioneneinfluß nur in 2 von 9 Fällen umgestellt. So hat Glykol bei Rhoeo unter Einwirkung von Li und Cs eine höhere PK als Azetamid. Auch hier werden *unter Erhaltung der PR die N-PKn durch Ionen stark beeinflußt*:

α) Der Durchschnitt *aller Objekte und Diosmotika* läßt eine Erhöhung der PKn um 17% erkennen (Tabelle 9, Mittelwert aus Spalte C: Rhoeo 5%, Oenothera 23% und Antirrhinum 24%).

β) Bei den *einzelnen Objekten* manifestiert sich im Durchschnitt der 4 Diosmotika die Ionenwirkung im Gegensatz zu $2n$ ausschließlich in Erhöhungen der PKn: bei Rhoeo um 5%, Oenothera um 23% und bei Antirrhinum um 24% (Tabelle 9a, Spalte C).

γ) Differenziert man weiter in die Ionenwirkung auf die *einzelnen Diosmotika*, so ergeben sich für die 3 Objekte folgende Reihen (Tabelle 9a, Zeile A):

Rhoeo:	Malonamid	> Glyzerin	> Glykol	> Azetamid
Oenothera:	Azetamid	> Glykol	> Glyzerin	> Malonamid
Antirrhinum:	Malonamid	> Glyzerin	> Azetamid	> Glykol

Qualitativ verhalten sich nur Rhoeo und Antirrhinum gleich (bis auf einen Tausch von Glykol und Azetamid), Oenothera fällt jedoch insofern heraus, als dort die Beeinflußbarkeit der Diosmotika durch Ionen gerade in umgekehrter Reihenfolge verläuft. Infolgedessen erfolgt eine Besprechung der 3 Objekte zweckmäßigerweise in 2 Gruppen: 1. Rhoeo und Antirrhinum, 2. Oenothera.

Auch bei den auffallenden Verschiedenheiten in der Anordnung der Diosmotika nach ihrer Beeinflußbarkeit durch Ionen liegt — wie bei $2n$ — keine Bevorzugung lipophiler bzw. hydrophiler Substanzen vor.

Tabelle 9a. *Beeinflussung der Permeationskonstanten* ***tetraploider*** *Zellen von Rhoeo discolor, Oenothera franciscana und Antirrhinum majus für die 4 Diosmotika Malonamid (Md), Glyzerin (Glz), Glykol (Glk) und Azetamid (Azd) durch Einsalzlösungen (0,02 m) von* $LiNO_3$, KNO_3 *und* $CsNO_3$, *ausgedrückt in Prozenten der Kontrolle (Ktr = 100).*

Zeile A: Permeabilitätsveränderung durch Alkalinitrate (als Durchschnitt der 3 Alkalisalze) für die 4 Diosmotika. Spalte B: Permeabilitätsveränderung (als Durchschnitt der 4 Diosmotika) durch die 3 Alkalinitrate. Spalte C: Permeabilitätsveränderung (als Durchschnitt der 4 Diosmotika) durch Alkalinitrate (als Durchschnitt der 3 Salze).

		Md	Glz	Glk	Azd	B	C
Rhoeo	$LiNO_3$	154	100	100	62	104	105
	KNO_3	100	100	100	100	100	
	$CsNO_3$	145	132	100	57	109	
	A	133	111	100	73		
Oenothera	$LiNO_3$	100	73	159	234	142	123
	KNO_3	100	100	124	100	106	
	$CsNO_3$	100	134	100	154	122	
	A	100	102	128	163		
Antirrhinum	$LiNO_3$	181	100	72	100	115	124
	KNO_3	168	128	59	71	107	
	$CsNO_3$	198	139	100	165	151	
	A	185	122	77	110		

Tabelle 9b. Wie Tabelle 9a, jedoch als Durchschnitt der beiden Objekte Rhoeo und Antirrhinum.

		Md	Glz	Glk	Azd	B	C
Durchschnitt Rhoeo und Antirrhinum	$LiNO_3$	172	100	86	81	110	114
	KNO_3	134	114	79	85	103	
	$CsNO_3$	172	136	100	111	130	
	A	159	117	88	92		

δ) Wirkung der *einzelnen Ionen* auf die Normal-PKn: Li und K verändern die PKn (außer bei Oenothera Glyzerin) bei allen 3 Objekten viel gleichmäßiger als bei $2n$. K verändert lediglich bei Antirrhinum die PKn, die anderen Objekte sind praktisch nicht zu beeinflussen.

Infolge dieser Gleichmäßigkeit kann der Versuch unternommen werden, *Ionenreihen* aufzustellen. Dabei werden wir Rhoeo und Antirrhinum von Oenothera getrennt behandeln, da sich beide Gruppen schon hinsichtlich der Beeinflußbarkeit einzelner Diosmotika durch Ionen entgegengesetzt verhalten. In der Tat unterscheiden sich die Gruppen auch in ihren Ionenreihen: Bei Rhoeo und Antirrhinum ergibt sich eine Reihe (Tabelle 9b, Spalte B):

$$Cs > Li > K > Ktr.$$

bei Oenothera dagegen:

$$Li > Cs > K > Ktr.$$

Gemeinsam ist diesen beiden Reihen jedoch, daß K^+ die PKn am wenigsten erhöht. Solche Ionenreihen sind aus der physikalisch-chemischen Literatur als Übergangsreihen bekannt (FREY-WYSSLING 1949).

b) Vergleich von 2n und 4n.

1. Die Normal-PKn werden durch Ionen im Durchschnitt aller Objekte und Diosmotika in beiden Valenzstufen erhöht, und zwar bei $4n$ stärker als bei $2n$ (17% gegenüber 10%).

2. Die einzelnen Objekte erfahren ebenfalls durch Ionen eine Erhöhung der PKn in beiden Valenzstufen (lediglich Antirrhinum zeigt mit einer Erniedrigung ein abweichendes Verhalten).

3. Ordnet man die Diosmotika nach dem Einfluß, den die Ionen auf ihre PKn haben, so ergeben die diploiden Zellen der 3 Objekte eine ähnliche Reihe: Malonamid wird am stärksten beeinflußt (S. 493). Die tetraploiden Zellen hingegen bilden 2 Gruppen: Rhoeo und Antirrhinum verhalten sich ähnlich den diploiden Zellen aller 3 Objekte (Malonamid stark beeinflußbar), Oenothera dagegen gerade umgekehrt (Malonamid am wenigsten zu beeinflussen).

4. Die Aufstellung einer Ionenreihe nach der Wirksamkeit *einzelner Ionen* auf die N-PK ist bei den diploiden Zellen aller Objekte unmöglich, während sich bei den 2 Gruppen der tetraploiden Zellen jeweils verschiedene Übergangsreihen ergeben.

3. Gesamtbetrachtung der gewonnenen Ergebnisse unter dem Gesichtspunkt des Verhaltens von 2n zu 4n.

Zur Erleicherung der Übersicht sollen zunächst zu Abschnitt 1 und 2 die wichtigsten Befunde noch einmal zusammengestellt werden: 1. In beiden Valenzstufen besteht *qualitativ* Übereinstimmung mit der theoretischen PR, *quantitativ* jedoch nicht. 2. Die PKn der tetraploiden Zellen sind größer oder gleich denen der diploiden, lediglich in einem von 48 Fällen statistisch gesichert niedriger (Abb. 2). 3. Ionen stellen die PR praktisch nicht um. Gelegentlich konnte wohl eine Umstellung der Reihenfolge Glykol-Azetamid beobachtet werden; diesem Befund ist aber aus den oben (S. 491) erwähnten Gründen keine prinzipielle Bedeutung beizumessen. 4. Bezüglich der Beeinflußbarkeit der Normal-PKn sind nur bei $4n$ Ionenreihen nachzuweisen. Weitere qualitative oder quantitative Vergleiche hinsichtlich der Objekte, Diosmotika (Hydrophilie, Lipophilie), Ionen (Ionenradius, hydrodynamischer Radius) noch anderer in der Zellphysiologie verwendeter Vergleichsgrößen führen zu keinerlei durchgängigen Gesetzmäßigkeiten. Es erscheint nicht notwendig, dies im einzelnen zu belegen.

Von Interesse ist aber ein Vergleich zwischen der Erhöhung der PKn durch Ionen und der durch Genomverdoppelung. Für die prozentuale Veränderung der PKn von $2n$ durch Ioneneinwirkung (N-PK = 100%) ergab sich eine Reihe: Rhoeo 131%, Oenothera 105%, Antirrhinum

93% (Tabelle 10, Zeile 1). Berechnet man andererseits die Erhöhung der PKn bei Genomverdoppelung, so ergeben sich folgende Werte: Rhoeo 152%, Oenothera 122%, Antirrhinum 112%. Das heißt: *Genomverdoppelung und Alkaliionenzusatz wirken gleichsinnig auf die Erhöhung der PKn diploider Zellen.* Darüber hinaus besteht sogar eine quantitative Beziehung, wie sich aus dem praktisch konstanten Quotienten A/B (prozentuale Erhöhung der PK durch Ionen bei $2n$/PK-Er-

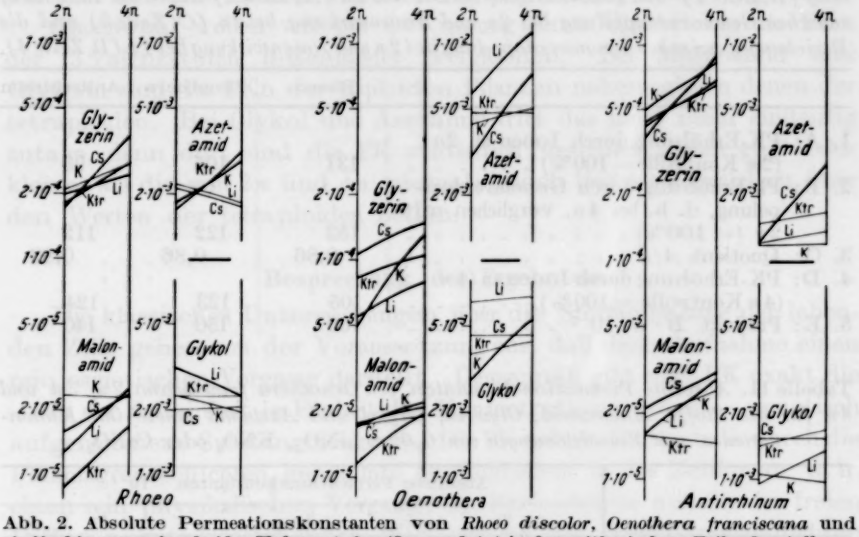

Abb. 2. Absolute Permeationskonstanten von *Rhoeo discolor*, *Oenothera franciscana* und *Antirrhinum majus* beider Valenzstufen ($2n$ und $4n$) in logarithmischer Zeilendarstellung. Die Linien zwischen den Zeilen diploider und tetraploider Permeationskonstanten verbinden die Lage der unter gleichen Versuchsbedingungen gewonnenen Permeationskonstanten bei diploiden mit der bei tetraploiden Zellen. Fett ausgezogene Linien stellen statistisch gesicherte Unterschiede dar.

höhung bei Genomverdoppelung; Tabelle 10, Zeile 3) ergibt. Das Verhältnis der durch Genomverdoppelung und der durch Ioneneinwirkung verursachten Erhöhungen der PKn ist bei allen 3 Objekten gleich!

Gerade entgegengesetzt liegen die Verhältnisse, wenn man die Veränderung N-PKn von $4n$ durch Ionen betrachtet. Ist die N-PK von $4n = 100\%$, so wird sie durch Ionen wie folgt erhöht: Rhoeo 105%, Oenothera 123%, Antirrhinum 124% (Tabelle 10, Zeile 4). Das heißt: *Wird an einem Objekt die PK durch Genomverdoppelung stark erhöht, so können Einsalzlösungen die PKn der entsprechenden tetraploiden Zellen nur noch geringfügig weiter erhöhen* (Rhoeo), *während ein Objekt mit nur geringer Erhöhung der PKn in tetraploidem Zustand durch Ionenzusatz noch eine starke Erhöhung erfahren kann* (Antirrhinum). Offenbar ist in unserer Versuchsanordnung die PK nur um einen gewissen maximalen Betrag gegenüber $2n$ Kontrolle (d. h. ohne Salzzusatz) zu verändern. Wird ein großer Teil durch Genomverdoppelung bewirkt, so

bleibt dann bei $4n$ nur noch wenig für die Salzwirkung übrig und umgekehrt. Eine quantitative Bestätigung für diese Darstellung gibt das Produkt der prozentualen Erhöhungen von Kontrolle $4n$ durch Ionen mal Kontrolle $2n$ durch Genomverdoppelung, das bei allen Objekten praktisch gleich ist (Tabelle 10, Zeile 5).

Tabelle 10. *Erhöhungen der Permeationskonstanten (PK) durch Genomverdoppelung (B, Zeile 1) und Ionenwirkung bei 2n und 4n (A, Zeile 2) sowie die Beziehung zwischen Genomverdoppelung bei 2n und Ionenwirkung bei 2n (C, Zeile 3) und die Beziehungen zwischen Genomverdoppelung bei 2n und Ionenwirkung bei 4n (D, Zeile 4).*

	Rhoeo	Oenothera	Antirrhinum
1. A: PK-Erhöhung durch Ionen an $2n$ ($2n$ Kontrolle = 100%)	131	105	93
2. B: Pk-Erhöhung durch Genomverdoppelung, d. h. bei $4n$, verglichen mit $2n$ (= 100%)	152	122	112
3. C: Quotient A/B	0,86	0,86	0,83
4. D: PK-Erhöhung durch Ionen an ($4n$. ($4n$ Kontrolle = 100%).	105	123	124
5. E: Produkt $B \cdot D \cdot 10^{-2}$	160	150	140

Tabelle 11. *Absolute Permeationskonstanten von Oenothera franciscana 2n, 3n und 4n für die Stoffe Malonamid, Glyzerin, Glykol und Azetamid sowie ihre Kombinationen mit Einsalzlösungen von 0,02m* $LiNO_3$, KNO_3 *oder* $CsNO_3$.

	Absolute Permeationskonstanten · 10^{-5}		
	$2n$	$3n$	$4n$
Malonamid 2:1 (2 Teile Malonamid + 1 Teil Rohrzucker).			
Kontrolle	1,150 ± 0,051	1,995 ± 0,093	1,963 ± 0,122
$LiNO_3$	1,632 ± 0,072	2,025 ± 0,152	2,178 ± 0,137
KNO_3	1,739 ± 0,061	1,968 ± 0,139	2,120 ± 0,074
$CsNO_3$	1,752 ± 0,070	1,946 ± 0,068	1,953 ± 0,125
Glyzerin 2:1 (2 Teile Glycerin + 1 Teil Rohrzucker).			
Kontrolle	8,32 ± 0,44	10,24 ± 0,67	10,87 ± 0,64
$LiNO_3$	5,49 ± 0,29	7,43 ± 0.35	7,93 ± 0,57
KNO_3	4,35 ± 0,50	13,87 ± 0,92	13,47 ± 1,08
$CsNO_3$	10,37 ± 0,75	14,52 ± 1,14	14,52 ± 1,17
Glykol 1:2 (1 Teil Glykol + 2 Teile Rohrzucker).			
Kontrolle	36,78 ± 2,61	35,84 ± 3,94	42,71 ± 3,86
KNO_3	64,76 ± 3,70	46,30 ± 3,04	68,03 ± 3,51
$CsNO_3$	28,24 ± 1,08	32,58 ± 1,74	52,93 ± 3,15
$CsNO_3$	45,83 ± 4,73	46,28 ± 4,47	45,45 ± 3,12
Azetamid 1:2 (1 Teil Acetamid + 2 Teile Rohrzucker).			
Kontrolle	48,34 ± 3,74	26,56 ± 1,10	48,24 ± 2,82
$LiNO_3$	58,12 ± 5,82	44,48 ± 2,56	111,62 ± 9,87
KNO_3	43,07 ± 3,35	47,77 ± 3,32	49,02 ± 2,98
$CsNO_3$	30,16 ± 1,63	42,32 ± 2,03	73,10 ± 7,14

4. Triploide Zellen von Oenothera.

Die oben beschriebenen Versuche wurden auch an Oenothera triploid durchgeführt. Wir zogen die Pflanzen aus Samen der Kreuzung diploider mit tetraploiden Individuen. Zum Vergleich seien in Tabelle 11 die gemessenen PKn aller 3 Valenzstufen aufgeführt (s. auch Abb. 1). Da schon die Beziehungen zwischen den di- und tetraploiden Pflanzen bei Oenothera ein sehr kompliziertes Bild zeigen, verzichten wir hier auf eine ebenso ausführliche Besprechung dieser Ergebnisse.

Gleichwohl wollen wir zur Gewinnung eines Überblickes die PKn der 3 Valenzstufen miteinander vergleichen. Bei Malonamid und Glyzerin sind die PKn der triploiden Pflanzen nahezu gleich denen der tetraploiden. Bei Glykol und Azetamid tritt das nicht mehr eindeutig zutage, denn dort sind die PK statistisch gesichert gleich groß oder kleiner als die von $2n$ und $4n$; niemals jedoch liegen sie gesichert über den Werten der tetraploiden Zellen. —

Besprechung der Ergebnisse.

Die klassischen Untersuchungen über die Stoffaufnahme der lebenden Zelle gehen von der Voraussetzung aus, daß diese Aufnahme einen rein osmotischen Vorgang darstellt. Demgemäß gibt eine PK exakt die — in der Zeiteinheit je Einheit des Konzentrationsgefälles — osmotisch aufgenommene Substanzmenge an. Die PK erfaßt demnach die durch die Plasmagrenzschichten gehemmte Stoffdiffusion in das Zellinnere, d. h. einen rein physikalischen Vorgang, der Rückschlüsse auf die der freien Diffusion entgegenstehenden Widerstände der Plasmagrenzschichten gestattet. Auf diesem Wege kann man also die Permeabilität bestimmen und damit die Struktur der plasmatischen Grenzschichten analysieren.

Im Laufe weiterer Untersuchungen ließen sich jedoch noch andere Stoffaufnahmeprozesse aufzeigen, die neben dem rein physikalisch-osmotischen ablaufen. Diese zusätzlichen Prozesse bezeichnen wir nach einem Vorschlag Bogens (1951) als meta- bzw. nichtosmotische Vorgänge. Sie lassen sich — nach dem in der Zellphysiologie bisher gebräuchlichen Einteilungsprinzip — bei folgenden Stoffgruppen nachweisen: 1. Elektrolyten (Burström 1950); 2. Farbstoffen (Drawert 1940); 3. Anelektrolyten (Bazin 1947, Ørskov 1947, Bogen und Prell 1953).

Damit ergibt sich aber zwangsläufig ein neuer Gesichtspunkt für die Bewertung der PKn und der aus ihnen zu ziehenden Schlüsse: Bisher hielt man die Stoffaufnahme für einen rein osmotischen, d. h. physikalischen Vorgang, bei dem die plasmometrisch ermittelte PK definitionsgemäß ausschließlich durch die Permeabilität der Plasmagrenzschichten bestimmt wird. Die PK erfaßt demnach als reine „Permeabilitätskonstante" die gesamte Stoffaufnahme. Demgegenüber bringen

besonders die Untersuchungen von BOGEN und PRELL (1953) den Nachweis, daß an der Entstehung einer plasmometrisch ermittelten PK neben rein osmotischen (Permeation) zusätzliche, d. h. meta- und nichtosmotische Prozesse beteiligt sind. Die durch die PK gekennzeichnete Stoffaufnahme gliedert sich demnach in einen von der Permeabilität abhängigen und einen von ihr unabhängigen Teil. Die empirische PK ist somit nur noch ein „Stoffaufnahmewert", der keine direkten Schlüsse auf die Permeabilität gestattet.

Die Besprechung der hier ermittelten PKn von Anelektrolyten erfolgt daher zweckmäßigerweise unter zwei Gesichtspunkten: 1. dem der permeatorischen Stoffaufnahme, die durch die Permeabilität der Grenzschichten bestimmt wird, und 2. dem der „Gesamtstoffaufnahme", die sich aus dem Nebeneinander permeatorischer und meta- bzw. nichtosmotischer Aufnahmeprozesse zusammensetzt.

Dabei soll versucht werden, beide Mechanismen gegeneinander abzugrenzen, um daraus weitere Schlüsse ziehen zu können.

1. Permeatorische Stoffaufnahme.

a) Normal-Permeationskonstanten. Bei der Betrachtung unter dem Gesichtswinkel der Permeabilität der Grenzschichten wollen wir zunächst die Reihenfolge der N-PKn (reine Diosmotika) mit der theoretischen PR (BOGEN 1950) vergleichen. In dieser theoretischen PR ist für alle Objekte die rein qualitative Aufeinanderfolge verschiedener Diosmotika nach steigenden PK festgelegt. Darüber hinaus läßt sich mit Hilfe des Faktors Z [VK/R_{Md}, das ist der Quotient (Verteilungskoeffizient Olivenöl/Wasser): (Molrefraktion)] und der Konstanten a und b (vgl. BOGEN 1951) für jedes Diosmotikum die PK quantitativ berechnen, wenn nur die experimentell ermittelte PK von Malonamid bekannt ist. Diese mathematische Formulierung (S. 490) gibt eine eindeutige physikalische Beschreibung der Permeation durch ein Ultrafilter, deren Ablauf durch die physikalisch-energetischen Wechselbeziehungen zwischen permeierender Molekel und Grenzflächenstrukturen bestimmt wird.

Wie gezeigt werden konnte (S. 492), besteht im allgemeinen gute *qualitative* Übereinstimmung unserer PR mit jener theoretischen. Daraus kann man schließen, daß wir mit unseren PKn zumindest in erster Annäherung den einfachen physikalischen Vorgang der Permeation und damit den Teil der Stoffaufnahme erfassen, der durch die Permeabilität der Grenzschichten bestimmt wird.

Quantitativ war dagegen mit den Werten der theoretischen PR keine Übereinstimmung zu finden. Diese Tatsache könnte dadurch erklärt werden, daß der rein physikalische Permeationsablauf anscheinend durch meta- oder nichtosmotische Prozesse überlagert wird. Die Be-

stätigung für diese Vermutung finden wir in den Ergebnissen der Untersuchungen von BOGEN und PRELL.

Für die Bewertung unserer PKn kommen wir also zu folgendem Schluß: Die N-PKn stellen keine reinen Permeabilitätskonstanten, sondern lediglich Stoffaufnahmewerte dar, da in ihnen sowohl Permeabilitätseffekte (*qualitative* Übereinstimmung der empirischen mit der theoretischen PR) als auch meta- bzw. nichtosmotische Prozesse enthalten sind (*quantitative* Diskrepanz zwischen Werten der empirischen und theoretischen PR).

b) Permeationskonstanten unter Ioneneinfluß. Die PKn der reinen Diosmotika versuchten wir nun durch Ionenzusätze zu verändern. Aus der Literatur ist bereits bekannt, daß Ionen unter gewissen Versuchsbedingungen die PKn reiner Diosmotika in charakteristischer Weise beeinflussen und daß daraus Rückschlüsse auf die Struktureigentümlichkeiten der Grenzschichten möglich sind. So stellten BRAUNER (1930) an einer unbelebten Membran (Aesculus-Testa) und BOGEN (1940/41) an Grenzschichten lebender Zellen (plasmolysierte Protoplasten von Rhoeo und Gentiana) fest, daß unter Ioneneinwirkung die PKn im allgemeinen *herabgesetzt* werden. Die Anordnung der Ionen nach wachsender Einflußnahme auf die PKn der reinen Diosmotika ergab eine *Ionenreihe*, die der hydratationsverändernden Einwirkung dieser Ionen auf Proteine entsprach. Damit war bewiesen, daß Ionen unter bestimmten Bedingungen an dem permeabilitätsregelnden Substrat, der Grenzschicht, angreifen und dort die Geschwindigkeit des *physikalischen* Permeationsvorganges beeinflussen. Zwischen den Ergebnissen BRAUNERs und BOGENs besteht jedoch insofern ein Unterschied, als an der Aesculus-Testa (BRAUNER) sowohl höhere als auch niedere Ionenkonzentrationen (1,00—0,05 mol) den obenerwähnten Effekt — Herabsetzung der PKn, Ionenreihen — zeigten. An der lebenden Zelle war dies ausschließlich bei höheren Ionenkonzentrationen zu beobachten (0,1 mol), während niedere Konzentrationen (0,01—0,001 mol) die PKn *erhöhten* und dabei *keine Ionenreihen* erkennen ließen. Da bereits eine Kausalanalyse der Ionenwirkung in hohen Konzentrationen vorliegt (BOGEN 1940/41), schien es von Interesse, nunmehr auch die Wirkung niedrigkonzentrierter Einsalzlösungen zu untersuchen. Wir kombinierten daher die Diosmotika mit gering konzentrierten Einsalzlösungen (0,02 mol) von $LiNO_3$, KNO_3 und $CsNO_3$.

Aus unseren Versuchen ging hervor, daß im Vergleich mit der Kontrolle (ohne Salzzusatz) die PKn fast ausschließlich *erhöht* wurden, und zwar bei $4n$ häufiger und stärker als bei $2n$. Darüber hinaus war die Wirkung der einzelnen Ionen sehr unspezifisch, da sich entweder gar keine Ionenreihen ($2n$) oder zumindest keine einfachen ($4n$) aufstellen

ließen. Die bei Tetraploiden aufgefundenen Reihen entsprachen den Übergangsreihen FREY-WYSSLINGS (1948).

[Unter einer Übergangsreihe versteht man eine Anordnung von Ionen nach wachsender Wirkungsstärke auf die Eigenschaften eines Kolloides, die nicht ausschließlich den einfachen mit der Ordnungszahl verbundenen physikalischen Daten der Ionen entspricht. Einfache Ionenreihen (Adsorptionsreihe, lyotrope Reihe) lassen sich aus den physikalischen Daten wie Feldstärke, Ionenradius, hydrodynamischer Radius usw. ableiten, während Übergangsreihen eine komplizierte Überlagerung der Eigenschaften des Ions mit denen des Substrates darstellen. Eine Übergangsreihe wird demgemäß auch eine andere Anordnung ihrer Glieder aufweisen als eine einfache Ionenreihe. Mithin kann die von uns beobachtete Stellung des Kaliums *jenseits* von Lithium und Caesium (nicht *zwischen* diesen, wie nach seinen physikalischen Daten zu erwarten) als Hinweis auf das Vorliegen einer Übergangsreihe betrachtet werden (S. 495).]

Wir können also die Beobachtungen BOGENS an niedrig konzentrierten Einsalzlösungen bestätigen. Sie stehen im Gegensatz zu denjenigen Veränderungen der PKn (Herabsetzung, Ionenreihen), die als reine Permeabilitätseffekte aufzufassen sind. Daher scheint die Veränderung der Stoffaufnahme kaum allein auf dem physikalischen Faktor, d. h. der Permeabilitätsveränderung in der Grenzschicht zu beruhen, sondern auf zusätzlichen meta- oder nichtosmotischen Faktoren. Daß wir im allgemeinen keine Ionenreihen, allenfalls Übergangsreihen auffinden konnten, spricht auch gegen eine maßgebende Beteiligung von Permeabilitätseffekten an der Veränderung der PKn. Ein Schluß von der Veränderung der PKn auf die ihr zugrunde liegenden Grenzflächenstrukturen ist also unter diesen Versuchsbedingungen gar nicht möglich.

2. Gesamtstoffaufnahme. Ehe wir die empirischen PKn an Hand der gesamten Stoffaufnahme diskutieren, wollen wir die Stoffaufnahme zunächst in ihre einzelnen Komponenten aufgliedern:

a) Die rein osmotische, d. h. permeatorische Aufnahme. Hierbei funktioniert der Protoplast ausschließlich als osmotisches System, bei dem die Diffusion die Energie für den Stofftransport durch die Grenzschicht liefert. Das Ausmaß der möglichen Stoffbewegung wird dabei vom osmotischen Konzentrationspotential zwischen Vakuole und Außenlösung bestimmt, wobei sich *alle* aufgenommenen Substanzen an der Einstellung eines osmotischen Gleichgewichtes beteiligen.

b) Die metaosmotische Aufnahme. In diesem Falle stellt der Protoplast kein reines osmotisches System dar; denn *nach* dem osmotisch erfolgenden Stoffeintritt in die Vakuole laufen sekundär *meta*osmotische Vorgänge ab, bei denen die aufgenommenen Substanzen durch Akkumulation (Adsorption, Ausfällung) aus dem osmotischen Gleichgewicht

herausgenommen werden. Da sie damit nicht mehr für den Ausgleich eines osmotischen Konzentrationspotentials zur Verfügung stehen, wird dieser immer wieder verhindert. Der begrenzende Faktor dieser Stoffaufnahme ist also allein das Ausmaß der metaosmotischen Prozesse. Die Energiequelle des Stofftransportes in das Zellinnere besteht — entsprechend dem Mechanismus der Stoffaufnahme — aus zwei Komponenten: Während die Diffusion die osmotische Aufnahme leistet, sorgen chemische Potentiale (Adsorption, Ausfällung, DONNAN-Potentiale) oder unmittelbare Energielieferungen der Zelle (Atmung usw.) für die Inganghaltung der metaosmotischen Prozesse und damit die Aufrechterhaltung eines osmotischen Ungleichgewichtes.

C. *Die nichtosmotische Aufnahme.* Wie ihr Name besagt, sind im Gegensatz zu a und b überhaupt keine osmotischen Mechanismen an ihr beteiligt. Diese Aufnahme kann z. B. durch Austauschadsorption, carrier-Molekeln u. a. geleistet werden. Begrenzender Faktor ist also auch hier nicht der physikalische Faktor, das Konzentrationspotential, sondern es sind *physiologische* Größen, unter anderen der Energiebetrag, den die Zelle aus ihren Stoffwechselvorgängen (z. B. Atmung) für die Aufnahmeleistung zur Verfügung stellen kann.

Während die unter 1. aufgeführte Stoffaufnahme einen rein physikalischen, höchstens sehr mittelbar von der Pflanze beeinflußbaren Prozeßdarstellt, steuert in den Aufnahmemechanismen der Punkte b und c die Zelle die Stoffaufnahme unter Energieaufwand mit eigenen physiologischen Leistungen.

Wie wir schon oben erörterten, kann eine PK sowohl physikalisch-permeatorische als auch physiologische, d. h. meta- oder nichtosmotische Anteile der Stoffaufnahme enthalten. Da wir jedoch mit plasmometrischen Volumenbestimmungen im wesentlichen eine *Wasser*aufnahme nachweisen können — an Hand deren wir bei rein osmotischen Vorgängen auf die ihr proportionale Aufnahme gelöster Stoffe schließen können —, lassen sich auch nur diejenigen physiologischen Prozesse erfassen, die mit einer Wasseraufnahme einhergehen. Demgemäß können wir den Ablauf physiologischer Prozesse selbst dann nicht ausschließen, wenn sie plasmometrisch nicht nachweisbar sind.

Für eine exakte Interpretierung unserer PKn sind nun 2 Fragen von besonderer Bedeutung:

1. Werden unsere „physiologischen" Prozesse, die die permeatorische Stoffaufnahme überlagern, durch metaosmotische, nichtosmotische oder beide Prozesse gleichzeitig verursacht?

2. Lassen sich die in einer PK enthaltenen permeatorischen und nichtpermeatorischen Aufnahmeanteile mehr oder weniger getrennt nachweisen und darüber hinaus quantitativ bestimmen?

Zu 1. Bei einer „physiologischen" Wasseraufnahme können wir mit unseren experimentellen Mitteln nicht entscheiden, ob sie metaosmotisch, nichtosmotisch oder von beiden Prozessen gleichzeitig ausgelöst wird.

Zu 2. Eine näherungsweise Unterscheidung permeatorischer und nichtpermeatorischer Prozesse ist indessen sowohl für die reinen Diosmotika als auch für ihre Kombination mit Einsalzlösungen möglich.

Bei reinen Diosmotika läßt sich zeigen, daß am Zustandekommen einer PK je nach Wahl der Bedingungen reine Permeation und meta- oder nichtosmotische Prozesse in jeweils wechselndem Ausmaße beteiligt sind. So stehen zu Beginn des Permeationsablaufes (Messung der Plasmolysegrade bei maximalem Konzentrationsgefälle) *Permeabilitätseffekte* im Vordergrund. Dies läßt sich durch die gute qualitative Übereinstimmung zwischen empirischer und theoretischer PR nachweisen (S. 492). Gegen Ende des Permeationsablaufes hingegen, d. h. bei geringem Konzentrationsgefälle, dominieren *meta- oder nichtosmotische* Prozesse. (Siehe BOGEN und PRELL 1953; Messung des Plasmolysegrades nach Permeationsablauf.) Eine Variation der Versuchsbedingungen ermöglicht also auf der einen Seite den Nachweis der räumlichen Durchdringungsstruktur, auf der anderen Seite die Beteiligung nicht permeabilitätsabhängiger Prozesse. Daß auch bei höherem Konzentrationsgefälle metaosmotische bzw. nichtosmotische Vorgänge bis zu einem gewissen Grade an der Gesamtstoffaufnahme beteiligt sind, zeigen unter anderem die quantitativen Unterschiede zwischen empirischer und theoretischer PR, die „Rückwärtsbewegungen" und die Ungleichheit der PKn aufeinanderfolgender Meßintervalle:

Die PK ist definiert als Menge aufgenommenen Stoffes in mol je Oberflächeneinheit des Protoplasten, Einheit des Konzentrationsgefälles und Einheit der Zeit. Da ihre Größe damit unabhängig vom jeweils bestehenden Konzentrationsgefälle ist, müßte sie in allen Meßintervallen konstant bleiben. Das ist aber keineswegs der Fall: Bei etwa 50% der Zellen ist die im 2. Meßintervall bestimmte PK statistisch gesichert höher oder niedriger als die des ersten. In besonders extremen Fällen kann die einmal begonnene Ausdehnung des Protoplasten durch sekundäre Kontraktion teilweise oder völlig aufgehoben werden, so daß unter Umständen eine reine Kontraktion resultiert („Rückwärtsbewegung"). Wir beobachteten dies bei langsam und schnell permeierenden Stoffen, und zwar meist gleich bei der 2. Messung. Daß es sich hierbei nicht um letale Schädigungen zu handeln braucht, geht daraus hervor, daß sie auch bei weniger schädlichen Stoffen (z. B. Glyzerin) je nach den Objekten regelmäßig auftrat.

Unter dem *Einfluß von Ionen* werden die N-PKn verändert. Wie wir sahen, beruht in Einsalzlösungen geringer Ionenkonzentration die Veränderung der N-PKn vorwiegend auf metaosmotischen Prozessen

(S. 502), während in höheren Konzentrationen Permeabilitätseffekte dafür verantwortlich sind. Anscheinend werden durch die stärker konzentrierten Einsalzlösungen die metaosmotischen Einflüsse von kolloidchemischen Ionenwirkungen in der Grenzschicht überdeckt. Diese Vermutung läßt sich in der Tat bestätigen, wenn man die Befunde von Bogen und Prell (1953) am Plasmolysegrad nach abgeschlossener Permeation heranzieht. Wenn Ionen nämlich mit einem Diosmotikum kombiniert werden, verursachen sie eine zusätzliche, osmotisch nicht erklärbare Volumenzunahme des Protoplasten (ΔV), die nur durch meta- oder nichtosmotische Wasseraufnahme erklärt werden kann. Naturgemäß wird bei einer plasmometrischen Bestimmung der PK ein solches zusätzliches Volumen eine schnellere Deplasmolyse bewirken und damit eine zu hohe „Permeabilität" vortäuschen — ganz analog zu unseren Befunden. Bis jetzt lassen sich aber die meta- und nichtosmotischen Prozesse weder voraussagen noch quantitativ bestimmen und gegebenenfalls von einer PK absetzen. Aus diesem Grunde sind wir auch nicht in der Lage, die im experimentellen Teil aufgezeigten Einzelbefunde zu analysieren.

Was ergibt sich aber aus diesen Feststellungen für die Frage nach dem zellphysiologischen Verhalten der tetraploiden Zellen im Gegensatz zu den diploiden? Nach den bisher gewonnenen Erkenntnissen können wir einen Vergleich an Hand der PKn nur unter dem Aspekt der Gesamtstoffaufnahme und nicht der Permeabilität allein vornehmen. Die folgenden Punkte sollen das bisher Erarbeitete unter dieser Fragestellung nochmals kurz zusammenstellen:

1. In beiden Valenzstufen wird die Größe der Normal-PKn und der PKn unter Einwirkung von Einsalzlösungen vorwiegend durch Permeabilitätseffekte bestimmt, da sich eine qualitative Übereinstimmung mit der theoretischen PR nachweisen läßt.

2. In gewissem Umfang überlagern in beiden Valenzstufen meta- bzw. nichtosmotische Prozesse die reine Permeation, wodurch eine quantitative Übereinstimmung mit der theoretischen PR verhindert wird.

3. Die nicht permeabilitätsabhängigen Aufnahmeprozesse besitzen offenbar bei $4n$ geringeres Ausmaß als bei $2n$, da die tetraploiden Zellen wenigstens eine Ionenreihe in der Beeinflußbarkeit der Normal-PKn durch Einsalzlösungen erkennen lassen, während bei $2n$ überhaupt keine Regelmäßigkeiten festzustellen sind. Zu einem ganz ähnlichen Ergebnis kommen Bogen und Prell (1953) an Hand des Volumens (ΔV) bei Stufenplasmolysen und des Plasmolysegrades nach beendeter Permeation.

4. Die Gesamtstoffaufnahme der tetraploiden Zellen scheint im allgemeinen größer als die der diploiden zu sein, da wir in den meisten Fällen höhere, zumindest aber gleichgroße PKn messen konnten. Bogen (1949) dagegen beobachtete nur bei stärker lipoidlöslichen

Stoffen wie Azetamid eine Erhöhung und bei weniger lipoidlöslichen (Malonamid, Glyzerin) eine geringe Herabsetzung der PKn. Vermutlich ist die stärkere Stoffaufnahme der tetraploiden Zellen vorwiegend die Folge einer Permeabilitätserhöhung. Meta- oder nichtosmotische Prozesse, die sich in einer Volumenvergrößerung äußern, können nämlich an dieser Erhöhung kaum beteiligt sein, da sie, wie wir oben zeigen konnten, bei $4n$ in wesentlich geringerem Umfange ablaufen als bei $2n$. Geht man jedoch davon aus, daß meta- und nichtosmotische Prozesse sich auch in Volumenverringerungen äußern können [BOGEN und PRELL (1953); Plasmolysegrad nach vollständiger Permeation, Oenothera $2n$, Glykol-Kontrolle], kommt man zu anderen Interpretationsmöglichkeiten. Wir verzichten aber auf deren Diskussion, da wir uns auf Grund der experimentellen Daten für keine der beiden Möglichkeiten mit Sicherheit entscheiden können. — Es läßt sich in unseren Versuchen *keine Proportionalität* zwischen PK und Genomzahl nachweisen, da die PKn der tetraploiden Zellen nur in ganz vereinzelten Fällen doppelt so hoch wie die der diploiden waren.

Daß wir in unseren Versuchen keine der Genomzahl proportionale Veränderung einzelner Faktoren der Stoffaufnahme feststellen konnten, läßt sich an Hand der Ableitungen von MELCHERS (1946) begründen. Danach kann schon ein einziges Allel eine optimale Ausprägung seines Phänotyps erfahren, ohne daß diese durch Polyploidisierung zu verstärken wäre. Darüber hinaus stellen die Genwirkungen, die die protoplasmatischen Eigenschaften direkt oder indirekt steuern, keine voneinander getrennte Reaktionsketten dar. Vielmehr sind sie auch untereinander mannigfachen Wechselwirkungen ausgesetzt, die bei einer Genommutation proportionale quantitative Beziehungen verhindern werden.

Unter diesem Aspekt des Zusammenwirkens muß offenbar auch der Befund verstanden werden, der auf eine Additivität der Wirkungen von Einsalzlösungen und Genomverdoppelung auf die PKn der diploiden Zellen hinweist. Dabei wurde aber ein gewisser maximaler Betrag niemals überschritten, da jeweils bei einem Objekt entweder die Ionen oder die Genomverdoppelung eine stärkere Erhöhung der PKn bewirkten. Das besagt aber nichts anderes, als daß die PKn durch die Interferenz zahlreicher, d. h. osmotischer, metaosmotischer und nichtosmotischer Faktoren bestimmt werden, und daß die Stoffaufnahme nur innerhalb gewisser Grenzen durch innere und äußere Faktoren experimentell zu verändern ist.

Zusammenfassung.

1. Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, Unterschiede di- und polyploider Pflanzen bezüglich ihrer osmotischen (permeatorischen) und meta- bzw. nichtosmotischen Stoffaufnahme festzustellen. An Hand

von Permeationskonstanten sollte versucht werden, die meta- bzw. nichtosmotische Stoffaufnahme von der Permeation zu trennen.

2. Es wurden plasmometrisch Permeationskonstanten der Epidermiszellen von Rhoeo discolor $2n$, $4n$, Oenothera franciscana $2n$, $3n$, $4n$ und Antirrhinum majus, Sippe 50, $2n$ und $4n$ bestimmt. Als Diosmotika fanden Malonamid, Glyzerin, Glykol und Azetamid rein und in Kombination mit Einsalzlösungen (0,02 mol) von $LiNO_3$, KNO_3 oder $CsNO_3$ Verwendung.

3. Die Permeationskonstanten wurden im Total- und Partialgefälle bestimmt und zum Vergleich miteinander auf das Totalgefälle umgerechnet. Die Brauchbarkeit der Umrechnungsmethode ließ sich im allgemeinen bestätigen.

4. Die Anordnung der *Normal-Permeationskonstanten* (reine Diosmotika) di- und tetraploider Objekte ließen *qualitativ* Übereinstimmung erkennen sowohl innerhalb der einzelnen Objekte als auch mit der theoretisch zu erwartenden Permeabilitätsreihe. *Quantitativ* traten bei den einzelnen Objekten und Diosmotika jedoch Abweichungen auf, die bei $2n$ und $4n$ gleiches Ausmaß und gleiche Richtung besaßen.

5. *Ionen* erhöhen in der Durchschnittsbetrachtung aller Objekte und Diosmotika die Normal-Permeationskonstanten in beiden Valenzstufen: a) *Qualitativ* wird die Permeabilitätsreihe der Normal-Permeationskonstanten in keiner Valenzstufe umgestellt. *Quantitative* Abweichungen sind jedoch bei $4n$ häufiger und stärker als bei $2n$. b) Die Aufstellung von *Ionenreihen* nach dem modifizierenden Einfluß der einzelnen Ionen auf die Normal-Permeationskonstanten ist nur bei $4n$ möglich: es ergaben sich sog. Übergangsreihen.

6. Bei tetraploiden Zellen sind die Normal-Permeationskonstanten und die Permeationskonstanten unter Ioneneinfluß in der Regel größer oder gleich, nur ganz vereinzelt kleiner als bei diploiden Zellen.

7. Die Wirkungen der Genomverdoppelung und der Ionen auf die Normalpermeationskonstanten sind in gewissen Grenzen additiv.

8. Triploide Zellen von Oenothera verhalten sich in der Mehrzahl der Fälle ähnlich den tetraploiden.

9. In der Diskussion werden die Permeationskonstanten einerseits unter dem Gesichtspunkt der permeatorischen Stoffaufnahme und andererseits unter dem der Gesamtstoffaufnahme (permeatorisch + meta- und nichtosmotisch) besprochen.

10. An Hand der Permeationsversuche mit reinen Diosmotika einerseits und ihrer Kombination mit Ionen andererseits läßt sich nachweisen, daß am Zustandekommen einer plasmometrisch bestimmten Permeationskonstante osmotische und meta- bzw. nichtosmotische Stoffaufnahme beteiligt sind; die 3 Prozesse überlagern sich je nach den gegebenen Bedingungen in jeweils verschiedener und bis jetzt nicht voraussagbarer Weise. Eine Trennung der metaosmotischen und nichtosmotischen Aufnahme ist nicht möglich.

11. Es wird versucht, eine Beziehung zum Polyploidenproblem herzustellen.

Die Versuche wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

Literatur.

BAZIN, S.: Pénétration de quelques esters d'amino-alcools dans le suc vacuolaire de Chara. C. r. Soc. Biol. Paris **141**, 224 (1947). — BECKER, G.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonvererbung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. Z. Vererbungslehre **60**, 17 (1931). — BOGEN, H. J.: Untersuchungen zu den „spezifischen Permeabilitätsreihen" HÖFLERS. II. Harnstoff und Glyzerin. Planta (Berl.) **28**, 535 (1938). — Untersuchungen über den Quellungseffekt permeierender Anelektrolyte. I. Ionenwirkung auf die Permeabilität von Rhoeo discolor. Z. Bot. **36**, 65 (1940). II. Ionenwirkung auf die Permeabilität von Gentiana cruciata. Planta (Berl.) **32**, 150 (1941). — Permeabilitätsuntersuchungen an polyploiden Pflanzen. Z. Vererbungslehre **83**, 93 (1949). — Kritische Untersuchungen über Permeabilitätsreihen. Planta (Berl.) **38**, 65 (1950). — Zellphysiologie und Protoplasmatik. Fortschr. Bot. **13**, 192 (1951). — BOGEN, H. J., u. H. PRELL: Untersuchungen über die Aufnahme von Anelektrolyten in Zellen di- und polyploider Pflanzen. Planta (Berl.) (1953). — BRAUNER, L.: Untersuchungen über die Elektrolytpermeabilität und Quellung einer leblosen natürlichen Membran. Jb. wiss. Bot. **73**, 513 (1930). — Das kleine Pflanzenphysiologische Praktikum, Teil II, 5. Aufl. Jena 1932. — BURSTRÖM, H.: Mineralstoffwechsel. Fortschr. Bot. **12**, 216 (1950); **13**, 250 (1951). — COLLANDER, R., u. H. BÄRLUND: Permeabilitätsstudien an Chara ceratophylla. II. Die Permeabilität für Nichtelektrolyte. Acta bot. fenn. **11** (1933). — DRAWERT, H.: Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. II. Die Aufnahme basischer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem. Flora (Jena) **134**, 159 (1940). — FISHER: Statistical methods for research workers. Edinburgh u. London 1938. — FREY-WYSSLING, A.: Submicroscopic Morphology of Protoplasm and its Derivatives. New York, Amsterdam, London, Brüssel 1949. — GEITLER, L.: Polyploidie der Dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 140 (1940). — HACKETT, D. P., u. K. v. THIMANN: Plant. Physiol. **25**, 648 (1950). — HÖFLER, K.: Permeabilitätsbestimmung nach der plasmometrischen Methode. Ber. dtsch. bot. Ges. **36**, 114 (1918). — Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von Majanthemum bifolium. (Zur Kenntnis spezifischer Permeabilitätsreihen I.) Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **143**, 213 (1934). — HOFMEISTER, L.: Vergleichende Untersuchungen über spezifische Permeabilitätsreihen. Bibl. Bot. **113** (1935). — LUNDEGÅRDH, H.: The translocation of salts and water through wheat roots. Physiol. Plantarum (Copenh.) **3**, 103 (1950). — MELCHERS, G.: Ursachen für die bessere Anpassungsfähigkeit der Polyploiden. Z. Naturforsch. **1**, 160 (1946). — ØRSKOV, S. L.: Experiments of active and passive permeability of Bacillus coli communis. Acta path. scand. (København.) **25**, 277 (1947). — REITBERGER, A.: Über polyploide Ruhekerne bei Cruciferen. Naturwiss. **36**, 380 (1949). — RUHLAND, W., H. ULLRICH u. S. ENDO: Untersuchungen über die „spezifischen Permeabilitätsreihen" HÖFLERS. I. Zur Frage der Alkoholpermeabilität von Pflanzenzellen unter verschiedenen Versuchsbedingungen. Planta (Berl.) **27**, 651 (1938). — WITSCH, H. v., u. A. FLÜGEL: Über photoperiodisch induzierte Endomitose bei Kalanchoe Blossfeldiana. Naturwiss. **38**, 138 (1951). — WULFF, D.: Karyologische Untersuchungen an der Halophytenflora Schleswig-Holsteins (Chenopodiaceen). Jb. wiss. Bot. **83**, 813 (1937).

Dr. H. PRELL, (16) Marburg a. d. Lahn, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 41, S. 509—514 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Freien Universität Berlin.

TERATOLOGISCHE ERSCHEINUNGEN AN *BRYOPHYLLUM DAIGREMONTIANUM* BERGER.

Von

HORST DRAWERT.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. November 1952.)

In jüngerer Zeit häufen sich die Angaben über das Auftreten von Blattanomalien, besonders von ascidienförmigen Gebilden an verschiedenen Pflanzen nach Wuchsstoff- aber auch Hemmstoffbehandlung (LAIBACH und MAI 1936, ZIMMERMANN 1937, ESTEVES-DE-SOUSA 1950, v. DENFFER 1951, ZEIST und KOEVOETS 1951, WENCK 1952, HARDER und OPPERMANN 1952). Bei diesen Erscheinungen kann man aber mit HARDER und OPPERMANN (1952) nicht scharf genug betonen, daß die beobachteten morphologischen Abnormitäten wohl kaum spezifische Reaktionen auf die benutzten Wirkstoffe darstellen, sondern daß es sich dabei um allgemeinere Störungen handelt, die mit den verschiedensten Mitteln erzielt werden können. Die hin und wieder „spontan" auftretenden Ascidienbildungen bei *Pinguicula*-Arten (ZEDERBAUER 1905, OOSTSTROOM 1936), bei *Bryophyllum proliferum* (COSTERUS und SMITH 1916, WENCK 1952) und vielen anderen Arten (vgl. PENZIG 1921/22) konnte FIGDOR (1925) an *Bryophyllum calycinum* durch Verwundungen experimentell hervorrufen. Auch hier besteht eine Parallele zwischen der Auslösung ein und derselben Erscheinung durch „Wirkstoffe" einerseits und durch den viel gröberen Eingriff einer Verwundung andererseits, wie wir sie schon von den „Keulenwurzeln" her kennen (DRAWERT 1937, S. 408). Ferner ist es auffallend, daß es sich bei den nach Wirkstoffbehandlung, Verwundung oder auch „spontan" zur Ascidienbildung neigenden Pflanzen vorwiegend um Arten mit mehr oder weniger sukkulenten Blättern handelt.

Im Anschluß an die von HARDER und OPPERMANN (1952) an *Kalanchoë Blossfeldiana* nach Behandlung mit 2,3,5-Trijodbenzoesäure erhaltenen Blattabnormitäten sollen im folgenden einige sehr ähnliche teratologische Veränderungen beschrieben werden, die „spontan" bei *Bryophyllum daigremontianum* aufgetreten sind. Nach der Überwinterung von *Bryophyllum*-Pflanzen im Institutskeller erschienen im Frühjahr nach der Überführung der Pflanzen in die inzwischen fertiggestellten Gewächshäuser in großer Anzahl Blattabnormitäten, die mit den von HARDER und anderen Autoren abgebildeten weitgehend identisch waren.

Mehrere besonders interessante Fälle wurden aufgehoben und das weitere Verhalten der Pflanzen beobachtet. In diesem weiteren Verhalten traten einige Unterschiede im Vergleich mit *Kalanchoë* auf, die wohl auf die Fähigkeit zur Adventivknospenbildung in den Blattkerben bei *Bryophyllum daigremontianum* zurückzuführen sind.

In den Abb. 1—3 sind einige der aufgetretenen Anomalien wiedergegeben. Neben Blättern, die mit ihrer ganzen Längsseite verwachsen waren (Abb. 1), traten am häufigsten nur mit ihrer Basis verwachsene auf (Abb. 2) und seltener auch solche, die eine Spitztütenform aufwiesen (Abb. 3). Den letzteren ist nicht mehr anzusehen, ob sie aus einer Blattanlage oder aus zweien durch Verwachsung hervorgegangen sind. Auch die in Abb. 9 am untersten Knoten bei HARDER und OPPERMANN (1952) abgebildeten Schildblätter waren nicht selten als Endbildungen der Seitensprosse zu beobachten. Entsprechend den Befunden von HARDER und OPPERMANN zeigte die Sproßachse eine starke Anschwellung unterhalb der Mißbildung, aber zum Unterschied von *Kalanchoë* war bei *Bryophyllum* vor allem der oberste normale Blätter tragende Knoten von der Schwellung betroffen. Auch die nach Entfernung der Seitentriebe an diesem Knoten stehengebliebenen Stummel schwollen an (Abb. 2). Völlig geschlossene Mißbildungen, wie sie HARDER und OPPERMANN beschreiben, konnte ich bei meinen Bryophyllen bisher nicht beobachten.

Abb. 1. *Bryophyllum daigremontianum*. Zwei miteinander verwachsene Blätter. In der Mitte der oberen Hälfte ist der steckengebliebene Vegetationskegel mit verkümmerten Blättchen zu erkennen. Am rechten oberen Blattrand 2 Blättchen eines „sekundären" Adventivsprosses.

Bei *Kalanchoë* blieb der Vegetationskegel zunächst stecken, trieb dann später aber aus (HARDER und OPPERMANN). *Br. daigremontianum* ließ bisher in keinem Fall ein Durchtreiben des steckengebliebenen Vegetationskegels erkennen. Ich vermute, daß dieses verschiedene Verhalten der beiden Arten auf der Fähigkeit von *Br. daigremontianum* zur Adventivsproßbildung aus den Blattkerben beruht.

Bryophyllum daigremontianum bildet ähnlich *Br. tubiflorum* HARV. in den Blattkerben schon an der Mutterpflanze Adventivsprosse aus zum Unterschied von *Br. calycinum* SALISB. und *Br. crenatum* BOWIE. Bei letzteren Arten treiben die blattbürtigen Sproßanlagen unter normalen Bedingungen erst nach Abtrennung des Blattes von der Mutter-

pflanze aus (Goebel 1908, S. 143); eine Erscheinung, die das Interesse Goethes wachrief (vgl. Troll und auch Balzer 1949), und deren eingehendere Untersuchung vor allem durch die Kontroverse zwischen Goebel und Loeb ausgelöst wurde (Literatur bei Ossenbeck 1927).

Haben die Adventivsprosse bei *Br. daigremontianum* eine gewisse Größe erreicht, fallen sie von der Pflanze ab. Endete bei meinen Pflanzen der Sproßgipfel aber in einer Blattabnormität und wurden die Seiten-

Abb. 2.

Abb. 3.

Abb. 2. *Bryophyllum daigremontianum*. Zwei an ihrer Basis miteinander verwachsene Blätter. An den unteren Blättern auf der Mutterpflanze sitzengebliebene schon stark entwickelte „primäre" Adventivsprosse.

Abb. 3. *Bryophyllum daigremontianum*. Sproßgipfel endet in einer tütenförmigen Mißbildung.

triebe ausgebrochen, dann unterblieb an den untersten Blättern zum Teil dies Abfallen und einige Adventivsprosse entwickelten sich auf der Mutterpflanze zu größeren normalen Pflanzen mit „Luftwurzeln" (Abb. 2). An der in Abb. 1 wiedergegebenen Pflanze wurde zunächst ein Seitentrieb stehengelassen. Nachdem dieser sich etwas stärker entwickelt hatte, warf die abgebildete Mißbildung die in den Blattkerben sitzenden Adventivsprosse ab, verlor an Turgeszenz und wurde chlorotisch. Jetzt entfernte ich den Seitensproß und alle normalen Blätter. Die Mißbildung gewann wieder an Turgeszenz und wurde tief grün, aber der verkümmerte Vegetationskegel trieb nicht aus, sondern es bildete sich ein oben an der rechten Hälfte in Abb. 1 sichtbarer „sekundärer" Adventivsproß. Ähnliche „sekundäre" blattbürtige Adventivsprosse erzielte ich auch bei anderen, eine apikale Mißbildung tragenden Pflanzen, an denen sämtliche Seitentriebe und blattbürtigen Adventivknospen entfernt wurden. Hier entstanden an den Blatträndern der

untersten, schon teilweise verkorkten Blätter „sekundäre" Adventivsprosse (Abb. 4). Diese „sekundären" Sprosse zeichneten sich durch eine stärkere Sukkulenz und durch glattere Ränder der Folgeblätter im Vergleich zu den „primären" Adventivsprossen aus.

Vergleichende Untersuchungen an den verschiedenen *Bryophyllum*-Arten über diese korrelativen Beziehungen zwischen Hauptvegetationspunkten und blattbürtigen Adventivknospen können vielleicht zu einer weiteren Klärung der interessanten Adventivsprosse bei *Bryophyllum*

Abb. 4. *Bryophyllum daigremontianum*. An den untersten schon teilweise verkorkten Blättern treiben „sekundäre" Adventivsprosse aus.

Abb. 5. *Bryophyllum daigremontianum*. Nach einem Kälteschock entstandene schalenförmige Blätter mit einer spreitenartigen Wucherung auf der Mittelrippe.

führen (vgl. auch GOEBEL 1908, S. 144). Besonders die Frage, ob es sich bei den Adventivknospen immer nur um eine „Neuentfaltung" vorhandenen meristematischen Gewebes handelt, oder ob auch wirkliche „Neubildungen" auftreten können, läßt sich vielleicht auf diesem Wege beantworten.

In diesem Jahr sind an einer Anzahl von *Br. daigremontianum*-Pflanzen, die während einiger kalter Nächte (Absinken der Lufttemperatur bis auf $+3^{0}$C als Minimum) in halbgeöffneten Frühbeetkästen standen, erneut Blattmißbildungen aufgetreten. Bis jetzt ist aber noch kein Fall dabei mit steckengebliebenem Vegetationskegel. Die Sproßspitzen sind mehr oder weniger chlorotisch und das erste nach der Kälteeinwirkung entfaltete Blattpaar ist zum Teil schild- oder schalen- bis tütenförmig umgebildet. Die Schalenform wird dadurch bedingt, daß die bei *Br. daigremontianum* aufgeschlagene Basis der Blattspreite normal ausgebildet, während die übrige Spreite stark reduziert ist. Verwachsungen zweier Blätter konnten bisher nicht beobachtet werden. Als

neue Abnormität trat aber bei vielen Blättern auf der Oberseite an der Basis des Mittelnerven eine Wucherung auf, die teilweise zu einer Art zweiter Spreite auszuwachsen scheint (Abb. 5). Einige Blätter bildeten auf der Mittelrippe nur einen Lappen nach einer Seite aus.

Die hier geschilderten „spontanen" teratologischen Veränderungen bei *Bryophyllum* unterstreichen die volle Berechtigung folgenden Satzes von E. Bünning (1948, S. 112): „Wir müssen uns stets vor der Gefahr hüten, den Hormonen zu große und zu spezifische Potenzen zuzuschreiben; ihre Bedeutung liegt zumeist darin, daß sie besonders leicht einen Anstoß zu geben vermögen, den andere physikalische und chemische Agentien erst bei kräftigerer Dosierung liefern." Ich sehe aber auch in vergleichenden Untersuchungen solcher durch Wirkstoffe einerseits und durch verschiedene Eingriffe andererseits ausgelösten Entwicklungsstörungen eine Möglichkeit zur Klärung des Wirkstoffspiels in der Pflanze.

Zusammenfassung.

Im Anschluß an die von Harder und Oppermann (1952) an *Kalanchoë Blossfeldiana* nach 2,3,5-Trijodbenzoesäure-Behandlung erhaltenen Blattmißbildungen werden ähnliche „spontan" aufgetretene Mißbildungen von *Bryophyllum daigremontianum* beschrieben.

Wurde ferner bei Pflanzen mit steckengebliebenem Hauptvegetationskegel das Austreiben der Achselknospen unterdrückt, so löste sich an den unteren Blättern ein Teil der blattbürtigen Adventivsprosse nicht ab, sondern entwickelte sich auf der Mutterpflanze zu größeren normalen Pflanzen.

Auch nach Entfernung aller Adventivsprosse war der verkümmerte Vegetationskegel nicht zum Austreiben zu bringen. Jetzt bildeten sich selbst an alten, schon stark verkorkten Blättern „sekundäre" Adventivsprosse.

Nach einem Kälteschock traten neben schild- oder schalen- bis tütenförmigen Blattmißbildungen auch Wucherungen auf der Mittelrippe an der Blattoberseite auf, die zu einer zweiten Blattspreite auszuwachsen scheinen.

Es wird darauf hingewiesen, daß man im Einklang mit Harder und Oppermann aus morphologischen Abnormitäten, die nach einer Wirkstoffbehandlung auftreten, nicht auf eine *spezifische* Reaktion auf die benutzten Wirkstoffe schließen darf.

Literatur.

Balzer, G.: Goethes Bryophyllum. Berlin-Kleinmachnow 1949. — Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin 1948. — Costerus, J. C., u. J. Smith: Studies in tropical teratology. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **29**, 83 (1916). — Denffer, D. v.: Durch die Behandlung mit 2,3,5-Trijodbenzoe-

säure hervorgerufene Gamophyllien. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 269 (1951). — DRAWERT H.: Untersuchungen über den Erregungs- und den Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer und mechanischer Reizung. Planta (Berl.) **26**, 391 (1937). — ESTEVES-DE-SOUSA, A.: The action of synthetic auxin and synthetic antiauxin in the flowering of *Kalanchoë rotundifolia*. Portugal. Acta Biol., Ser. A **3**, 91 (1950). — FIGDOR, W.: Über experimentell hervorgerufene ascidienförmige Blätter von *Bryophyllum calycinum* Salisb. Flora (Jena) **118/119**, 111 (1925). — GOEBEL, K.: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanze. Leipzig u. Berlin 1908. — HARDER u. A. OPPERMANN: Einfluß von 2,3,5-Trijodbenzoesäure auf die Blütenbildung und die vegetative Gestaltung von *Kalanchoë Blossfeldiana*. Planta (Berl.) **41**, 1 (1952). — LAIBACH, F., u. G. MAI: Über die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen. Roux' Arch. **134**, 200 (1936). — OOSTSTROOM, J. S. v.: Teratologische aanteekeningen I. Nederl. Kruidk. Arch. **46**, 510 (1936). — PENZIG, O.: Pflanzen-Teratologie, 2. Aufl. Berlin 1921/22. — TROLL, W.: Goethes morphologische Schriften, Jena (ohne Jahreszahl). — WENCK, U.: Die Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Blattform. Z. Bot. **40**, 33 (1952). — ZEDERBAUER, E.: Ein schlauchartiges Blatt von *Pinguicula alpina*. Österr. bot. Z. **55**, 176 (1905). — ZEIST, W. v., u. TH. C. M. KOEVOETS: *Kalanchoë Blossfeldiana* treated with 2,3,5-Trijodbezoic-acid (TIBA). Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam **54**, 127 (1951). — ZIMMERMANN, P. W.: Industr. Engin. Chem. **35**, 596 (1937). Zit. nach v. DENFFER 1951.

Prof. Dr. HORST DRAWERT, Botanisches Institut der Freien Universität Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 1—3.

Planta, Bd. 41, S. 515—524 (1953).

VERWACHSUNGEN AN LAUBBLÄTTERN UND IN KOMPOSITENKÖPFCHEN, VERURSACHT DURCH WUCHSSTOFFHALTIGE UNKRAUTBEKÄMPFUNGSMITTEL.

Von

MARTIN HANF.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Dezember 1952.)

Die seit einigen Jahren übliche Verwendung synthetischer Wuchsstoffe — vor allem Verbindungen der 2,4-Dichlorphenoxy-essigsäure und der Methyl-chlor-phenoxy-essigsäure — zur Bekämpfung von Unkräutern im Getreide und Grünland beschert dem aufmerksamen Beobachter eine Fülle eigenartiger Bildungen an allen Organen der betroffenen Pflanzen. Die genannten Unkrautbekämpfungsmittel wirken derart auf den Stoffwechsel der Pflanzen, daß diese ihre normale Entwicklung, insbesondere das Längenwachstum einstellen. Gleichzeitig setzt in manchen Gewebeteilen eine erhöhte Zellteilung und Zellvergrößerung ein, was oft Verdickungen und Krümmungen zur Folge hat. Die Assimilation wird herabgesetzt und die Atmung erhöht. Dies führt zu einem Abbau der Substanz und damit meist zum langsamen Absterben. Die von den genannten Wuchsstoffen ausgelösten Erscheinungen sind überaus mannigfaltig und keineswegs bei allen Pflanzen gleich.

Zwischen dem zur Bekämpfung erwünschten Absterben der Unkräuter bei bestimmten hohen Wuchsstoffgaben einerseits und geringen, die Lebensfähigkeit wenig beeinflussenden, morphologischen Veränderungen bei niedrigeren Dosierungen andererseits gibt es alle Übergänge. Die Reaktion der Pflanze ist dabei außer von der Höhe der Wuchsstoffgabe abhängig von Außenfaktoren (Wärme, Feuchtigkeit, Belichtung) und dem Entwicklungszustand der einzelnen Pflanzenorgane. Die möglichen Reaktionen wurden verschiedentlich beschrieben (vgl. FROHBERGER, HANF).

Im Sommer 1952 wurden besonders merkwürdige Verwachsungen von Kompositenblüten (*Anthemis arvensis* L.) beobachtet. Diese fanden sich zufällig in großer Menge in einem am 30. 4. 52 (die Pflanzen waren damals nur wenige Zentimeter groß) mit 2,4-D behandelten Roggenfeld am 27. 6. 52. Zum Verständnis dieser Bildungen sei zunächst auf das Zustandekommen von Blattverwachsungen eingegangen.

Bildung von Trichterblättern.

Im Augenblick der Anwendung von Wuchsstoffen befinden sich die einzelnen Gewebeteile im Vegetationspunkt der getroffenen Pflanzen

in verschiedenstem Entwicklungsstadium. Die beobachteten Erscheinungen lassen den Schluß zu, daß in manchen Fällen die Zellpartien, die sich noch in Teilung befinden, gehemmt werden, während andere Teile, die normalerweise das Wachstum bereits abgeschlossen haben, erneut angeregt werden. Auf diese Weise kann eine Verschiebung der Wachstumszonen vom noch nicht differenzierten Oberblatt zum Blattgrund eintreten. Dadurch kann es vorkommen, daß am Vegetationspunkt nebeneinander- oder gegenüberstehende Blattanlagen mit gemeinsamen Grund aufwachsen, während die Spreite mehr oder weniger stark reduziert ist. Derartige Gamophyllien wurden auch von v. DENFFER (1951) sowie von HARDER und OPPERMANN (1952) unter dem Einfluß der Trijodbenzoesäure beschrieben.

Abb. 1. „Trichterblatt" an Jungpflanze von *Senecio vulgaris* L. nach Behandlung mit 2,4-D-Mitteln. Rechts gleichalte unbehandelte Pflanze.

Hierdurch entstehen dann „Trichterblätter", wie z. B. bei der abgebildeten Jungpflanze von *Senecio vulgaris* L. (Abbildung 1). Noch merkwürdiger sind die oft zu beobachtenden „Schlauchblätter" an *Plantago lanceolata* L. Diese kommen dadurch zustande, daß der am Folgeblatt die Achse als schmales Häutchen umfassende Blattgrund sich streckt, während die Spreite kurz bleibt (vgl. Abb. 2). Alle Übergänge, je nach Alter der Blattanlage, sind zu finden.

Ähnliche Umbildungen in *Einzelblüten* dürften in gleicher Weise zu deuten sein. So wurde beobachtet, daß die großen, freien Blumenblätter einer Baumwollpflanze im Gewächshaus des Botanischen Gartens in Gießen unter dem Einfluß geringster Spuren von 2,4-D-Estern zu 4 bis 5 cm langen und etwa 1 cm dicken, oben mit einem gezackten Rand versehenen Röhren verwuchsen. Schwieriger sind die Verwachsungen in den aus zahlreichen Einzelblüten bestehenden Kompositenköpfchen zu verstehen.

Art der Verwachsungen von Blütenorganen bei Anthemis arvensis L.

Die tubifloren Kompositen sind bekannt für eine Fülle von verschiedenen Formen, die auf der unterschiedlichen Ausbildung von „Strahlenblüten" und „Röhrenblüten" beruht (vgl. TROLL, S. 103ff.). Wir müssen wohl heute annehmen, daß die in den Pflanzen allenthalben vorhandenen Wuchsstoffe die verschiedene Ausbildung der Einzelblüte

im Blütenköpfchen beeinflussen. Übermäßige Ernährung, vermehrte Wuchsstoffproduktion bei Mutationen oder künstliche Wuchsstoffzufuhr können daher die Bildung „gefüllter" Blüten auslösen, d. h. Umbildung von Röhren- zu Strahlenblüten, was gleichbedeutend ist mit einseitiger Wachstumsförderung der abaxialen Seite der sympetalen Blütenkrone bzw. Hemmung der anderen Seite. Es liegt die Vermutung nahe, daß auch die für die Unkrautbekämpfung verwendeten 2,4-D-Mittel in ähnlicher Weise wirken, sofern die Gaben so gering sind, daß es nicht zu einer Abtötung der getroffenen Pflanzen kommt.

Abb. 2. „Röhrenblätter" von *Plantago lanceolata* L. Rechts unten Blattanlage im Vegetationspunkt. *G* ringförmiger Blattgrund, der unter dem Einfluß der Wuchsstoffe sich streckt. *B* Blattspreite, welche weitgehend reduziert wird. Links Verwachsungen verschiedener Blätter im Mittelpunkt der Rosette.

In der Tat findet man in behandelten Äckern häufiger Blütenstände von Kompositen, die „gefüllt" sind, die Verbänderung zeigen, doppelte Köpfchen und dergleichen Erscheinungen, wie wir sie auch sonst von Kompositen kennen. Unter dem Einfluß der Wuchsstoffe treten sie hier gehäuft auf. In diesem Frühjahr wurde mir darüber hinaus eine Pflanze von *Matricaria inodora* vorgelegt, die eine „sympetale Einzelblüte" zu haben schien. Eine eingehende Untersuchung war zunächst nicht möglich, da die sehr kleine „Blüte" stark vertrocknet war. Gleiche Erscheinungen wurden dann einige Wochen später in dem oben erwähnten Feldstück an zahlreichen Exemplaren von *Anthemis arvensis* L. gefunden. Viele Pflanzen hatten neben normalen Blütenköpfchen solche mit ringsum verwachsenen Strahlenblüten. Das ganze machte den Eindruck einer glockenförmigen Blüte (Abb. 3). Im Innern standen aber normale Röhrenblüten.

Neben diesen völlig geschlossenen Blütenköpfchen fanden sich Blüten mit einem, zwei oder mehreren sehr breiten, aus mehreren *Strahlen*blüten verwachsenen „Blumenblättern" (Abb. 4 Mitte). Einzelne der-

artige breite, weiße „*Strahlen*" waren als Trichter ausgebildet (Abb. 4 links). Bei weiteren Blütenköpfchen stand der weiße Trichter in der Mitte, außen und innen umgeben von gelben, kranzförmigen Gebilden (Abb. 4 rechts). Die einzelnen Formen wurden näher untersucht, insbesondere auch im Hinblick auf die Ausbildung der übrigen Blüten-

Abb. 3. Glockenförmig verwachsenes Köpfchen von *Anthemis arvensis* L.

Abb. 4. Verschiedene Grade der Verwachsung von Strahlenblüten bei *Anthemis arvensis* L.

organe, der Staubblätter, des Griffels und Fruchtknotens. Sie erbrachten recht interessante Befunde, die auch für die Beurteilung der Entwicklung der Kompositeninfloreszenz nicht ohne Bedeutung sein dürften.

Hüllblätter.

In den meisten Fällen waren die Hüllblätter normal ausgebildet. Nur an vereinzelten Blütenköpfchen, insbesondere solchen mit weitgehender Umbildung der äußeren Zonen, waren auch die Hüllblätter verwachsen. In einem Falle verblieben nur 2 augenscheinlich später aufgerissene, breite, mit häutigem Rand versehene Blätter. Vermutlich

waren sie ursprünglich zu einem geschlossenen Kranz verwachsen. Ein glockenförmiges Köpfchen (Abb. 3) hatte 3 Hüllblätter. Alle Übergänge bis zur normalen dachziegelartigen Anordnung waren zu finden. Im ganzen zeigte diese Region der Blütenköpfe die geringsten Veränderungen.

Verwachsene „Strahlenblüten".

Der äußere Kranz der Strahlenblüten war in seiner geschlossenen Glockenform wohl die merkwürdigste Bildung. Nach brieflicher Mitteilung von Professor W. Troll sind derartige Formen wohl noch nicht beschrieben und kommen normalerweise auch an verbildeten Kompositenblüten nicht vor. Wie bereits erwähnt, erinnern manche „Blüten" mit dem vollständig geschlossenen, gleichmäßig ausgebildeten Kelch an Glockenblumen oder ähnliche sympetale Einzelblüten.

Die Entstehung der „Glocke" dürfen wir uns wohl ähnlich vorstellen wie die der oben erwähnten Trichterblätter. Im ganz jungen Blütenköpfchen dürften die äußeren Spitzen der Strahlenblütenanlagen in der Entwicklung etwas voran sein. Unter dem Einfluß der artfremden Wuchsstoffe verschiebt sich die Wachstumszone auf die gemeinsame Basis, so daß ein gleichmäßiger weißer Ring von Korollargewebe emporgehoben wird. Oft ist diese Hülle im unteren Teil faltig und wellig, offenbar weil in der Gesamtinfloreszenz der Raum zur normalen „Entfaltung" nicht ausreichte, bzw. der verwachsene, früh angelegte, obere Rand eine Entwicklung in die Breite verhinderte. Die „Glocken" haben meist einen Druchmesser von 6—9 mm und eine Höhe von 5—8 mm. Irgendwelche Differenzierungen sind nicht zu erkennen.

Die ringförmige Verwachsung hat alle übrigen Organe der „Strahlenblüten" ebenfalls erfaßt, wie Abb. 5 zeigt. Die einzelnen Partien des Ringes können dabei recht verschieden ausgebildet sein. In Abb. 5 oben, linke Seite, ist noch im Längsschnitt die „Normalblüte" einigermaßen zu erkennen: außen das weiße „Blumenblatt", im unteren Teil mit dem unterständigen Fruchtknoten verwachsen, darüber der Griffel, etwas verbreitert, und in der Mitte die Samenanlage. Im rechten Abschnitt dieses Ringteiles spalten sich aber die Griffel bereits längs auf (innerer Griffelkranz in der Abbildung zurückgeklappt) und die Samenanlagen der ehemaligen Einzelblüten liegen in einem Ring offen dazwischen. Auch sie sind zum Teil zu 2 oder 3 mehr oder weniger verwachsen. Die weitere Entwicklung dieser Bildungen führt zu einem geschlossenen, 3teiligen Ring, der außen einen hohen weißen Kranz (= *Strahlen*blüten), mit diesem verwachsen nach innen einen gezackten gelben Kranz (= Griffelteile) und noch weiter nach innen einen gleichen gelben Kranz zeigt (= ebenfalls Griffelteile). Zwischen den weit offenen (Abb. 5 unten), seitlich verwachsenen Griffeln liegt eine Reihe keulenförmiger Samenanlagen.

Genau wie die hier geschilderten geschlossenen Glocken sind auch die verbreiterten, aus 2—10 Einzelanlagen verwachsenen, weißen „Strahlen" gebildet. Oft sind hier aber noch die äußeren Griffelteile einzeln (Abb. 5 unten rechts) angeheftet, während der innere Ring geschlossen ist. Zuweilen kommt es auch zu völliger Unterdrückung der weißen Strahlenblütenteile, so daß innerhalb der Hüllblätter zunächst ein oder mehrere kurze gelbe Ringe aus Griffeln und auch Spreublättern zu sehen sind. Zu bemerken ist hier, daß mehr oder weniger breite Verwachsungen von Spreublättern in allen Teilen des Köpfchens, stets aber in unmittelbarer Nachbarschaft verwachsener Blütenkreise auftreten.

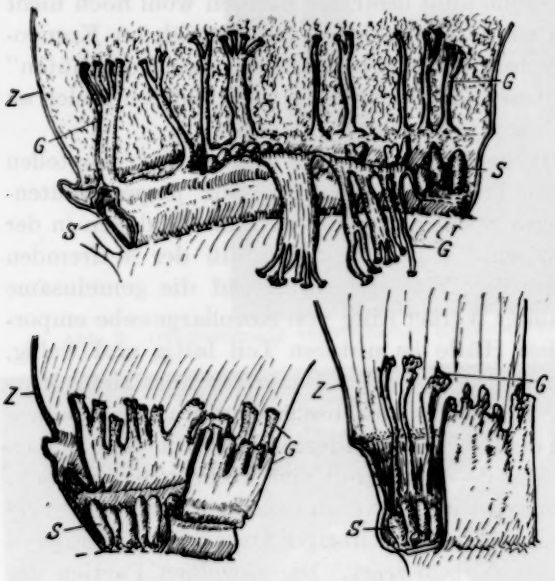

Abb. 5. Ausschnitte aus verwachsenen Strahlenblüten (Einzelheiten s. Text). *Z* Strahlenblüten, *G* Griffel, *S* Samenanlagen.

Wenn wir annehmen, daß der Wuchsstoffeinfluß auf ganz bestimmte Entwicklungszustände einwirkt, so ist es nicht verwunderlich, wenn auch im inneren Teil des Köpfchens Ringe oder Glocken aus weißen Blumenblättern auftauchen (Abb. 4 rechts). Daß Röhrenblüten in Strahlenblüten umgebildet werden, ist ja von „gefüllten" Köpfchen bekannt. Bemerkenswert ist hier die ringförmige Verwachsung. Um diese im Innern der Köpfchen liegenden „Strahlenblütenringe" finden sich stets mehrere kurze gelbgefärbte Ringwülste, deren Ursprung im folgenden gedeutet werden soll.

Verwachsene Röhrenblüten.

Diese erwähnten gelben Ringe entstehen ohne Zweifel aus Verwachsungen von Röhrenblüten, die in zahlreichen Variationen, stets aber nur in einer kranzförmigen Zone vorkommen. Angrenzend an verwachsene Außenpartien des Köpfchens konnten häufig verbreiterte Einzelblüten herauspräpariert werden (Abb. 6a). Diese Röhrenblüten hatten 6—8 Blumenblattzipfel, meist 10 freie Staubblätter und einen verbreiterten Griffel mit 4 oder 5 Narbenästen (Abb. 6b). Die 2 im Innern

befindlichen Samenanlagen bestätigen die Annahme, daß hier 2 Blütenanlagen verschmolzen sind, wobei ein Teil der Blütenorgane gänzlich unterdrückt wurde. Zwischenglieder zu den vollständigen konzentrischen Ringen erbrachten jeweils ein Köpfchen, bei dem einige Strahlenblüten normal ausgebildet waren, der Rest aber fehlte bzw. zu röhrenblütenähnlichen Gebilden umgestaltet war. Der folgende äußere Kranz der Röhrenblüten war zu 2 halbkreisförmigen Gebilden verwachsen, die, sich gegenüberstehend, je $^1/_4$ des Kreises einnahmen. Die beiden anderen Kreissektoren und das Innere des Köpfchens waren mit normalen Röhrenblüten besetzt.

Die beiden Kreissegmente bestanden aus folgenden Blütenteilen:

1. Teil: 24 Blumenblattzipfel
15 Staubblätter außen
18 Staubblätter innen;

2. Teil: 27 Blumenblattzipfel
15 Staubblätter außen
15 Staubblätter innen.

Abb. 6 A—C. A Röhrenblüte aus 2 Einzelblüten verwachsen; B verwachsene Griffel aus Blüte a; C verwachsene Griffel aus mehreren Blüten.

Dazu kamen je 1 freie und 4 bzw. 5 zu keuligen Gebilden verwachsene Samenanlagen. Die Griffel bildeten ein flaches Doppelband, das auseinandergezogen ein zierliches goldgelbes Krönchen ergab mit 19 bzw. 16 Zacken, an deren breiten Enden die Narbenpapillen sichtbar waren (Abb. 6c). Vermutlich waren die beiden beschriebenen Gebilde aus 6—7 Blüten verwachsen, wobei ein Teil der Blütenorgane jedenfalls so weit reduziert war, daß sie nicht mehr erkennbar waren.

Von diesen Teilverwachsungen zum geschlossenen Ring ist es nur ein kleiner Schritt. Tatsächlich fanden sich mehrere „Blüten" mit solchen kreisförmigen Gebilden, und zwar in verschiedenen Zonen des Köpfchens. Stets standen dann *innerhalb* dieser Ringe weiße Strahlenblüten, zum Teil noch verwachsen oder frei (Abb. 4 rechts). Die aus Röhrenblüten gebildeten Kränze waren meist deutlich aus 6 Teilen zusammengesetzt, und zwar folgten von außen nach innen auf je 2 Blütenblattkreise 2 Reihen Staubblätter, frei oder verwachsen, und 2 Reihen von Griffelästen einzeln oder zu Bändern vereinigt, wie bei den oben beschriebenen Strahlenblüten (Abb. 7 III). Am Grunde in der Mitte lagen offen wieder die Samenanlagen. Erstaunlich war bei den meisten untersuchten Blüten die exakte Ringbildung. Allerdings kamen auch Fälle vor, in denen ein Teil der Blütenorgane fehlte. So war in

dem in Abb. 7 II dargestellten Köpfchen der innere Blütenblattring samt den dazugehörigen Staubblättern völlig verschwunden. Der innerhalb der Samenanlagen befindliche Ring war weißlich und häutig, so daß der Schluß gerechtfertigt erscheint, daß es sich um verwachsene Spreublätter handelt, die Griffel also auch reduziert wurden (vgl. auch Schema Abb. 7 oben).

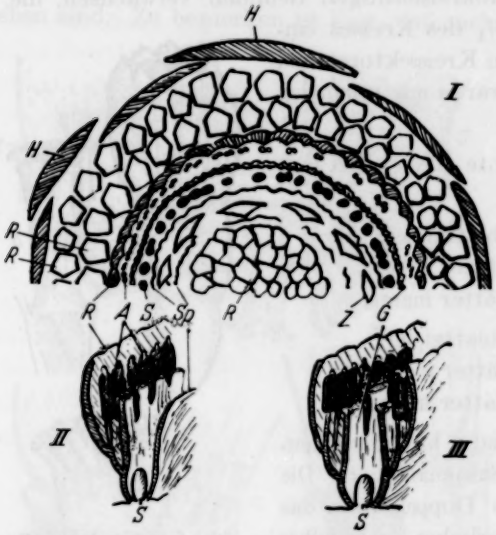

Abb. 7. I Schematische Darstellung der Blütenanordnung in einem Köpfchen mit einem Ring verwachsener Röhrenblüten (*R*); II Ausschnitt aus dem verwachsenen Ring aus I (halbschematisch); III Ausschnitt aus einem vollständigen Ring aus Röhrenblüten (Näheres s. Text, halbschematisch). *A* Staubblätter, *G* Griffel, *S* Samenanlagen, *Sp* Spreublätter, *Z* Strahlenblüten, *H* Hüllblätter.

Morphologische Erklärung.

Neben den beschriebenen Formen waren noch eine ganze Reihe von Bildungen zu beobachten, wie z. B. Zwischenglieder zwischen Röhren- und Strahlenblüten usw., wie sie auch sonst an anomalen Kompositenköpfchen zuweilen auftreten. Auf diese Dinge braucht daher nicht näher eingegangen zu werden.

Am beachtenswertesten sind die regelmäßigen ringförmigen Verwachsungen in allen Partien des Köpfchens von den Hüllblättern und den radiären Strahlenblüten über die Spreublätter zu den Röhrenblüten. Es ist, wie schon bei der Bildung von Trichterblättern erwähnt, vermutlich auch hier auf einen Einfluß des artfremden Wuchsstoffes auf ganz bestimmte Entwicklungsstadien einzelner Zellpartien in den Blütenanlagen zu schließen.

Die „morphologische Erklärung" der beschriebenen Gebilde könnte wohl dann gegeben sein, wenn man annimmt, daß die Anlage der Einzelblüten im Kompositenköpfchen in mehr oder weniger konzentrischen Zyklen erfolgt, wobei die *auf* den Kreisen liegenden Blütenteile eine geringe Wachstumsförderung, die auf den Radien liegenden Teile dagegen eine geringe Hemmung zeigen. Die Spritzung mit Wuchsstoffen löst einen plötzlichen Wachstumsschock aus, der bewirkt, daß die gemeinsame Basalzone der transversalen Teile verstärkt wächst und die Zwischenteile gänzlich unterdrückt werden. Es liegt nahe, anzunehmen,

daß die Differenzierung der beschriebenen fremdartigen Gebilde bereits in einem entwicklungsgeschichtlichen Zustand des Blütenköpfchens erfolgt, in dem in der betreffenden Zone noch gar keine äußerlich sichtbaren Blütenanlagen zu finden sind. Der Wuchsstoff könnte auf bestimmte, äußerlich noch undifferenzierte Zellpartien so einwirken, daß diese einen Wachstumsimpuls in der Richtung bekommen, daß sie sich gleichsinnig zu Ringwülsten, nicht aber zu Einzelblütenanlagen entwickeln. Das rasche Abklingen der Wuchsstoffwirkung läßt dann die arteigenen Wachstumstendenzen im Blütenköpfchen wieder hervortreten, die dann eine Aufspaltung der wulstförmigen Anlage in die üblichen Blütenorgane bewirken. Die auf den Radien liegenden Blütenteile sind dabei aber so weit unterdrückt bzw. so verschoben, daß es nicht mehr zur Ausbildung einzelner Blüten, sondern zu den beschriebenen kranzförmigen Gebilden kommt. Der Antagonismus artfremder und arteigener Wuchsstoffe dürfte jedenfalls recht komplizierte zellphysiologische Vorgänge auslösen, deren experimentelle Klärung beachtliche Einblicke in die normalen Entwicklungsvorgänge erbringen könnte.

Zusammenfassung.

1. Unter dem Einfluß wuchsstoffhaltiger Unkrautbekämpfungsmittel können die verschiedensten Mißbildungen, insbesondere auch Verwachsungen einzelner Organe auftreten. So entstehen z. B. an Jungpflanzen von *Senecio vulgaris* L. „Trichterblätter" und bei *Plantago lanceolata* L. häufig schlauchförmige Gebilde, welche die folgenden Blätter umschließen oder aber den Vegetationspunkt völlig aufbrauchen können.

2. Ähnliche Verwachsungen kommen auch in Blüten vor. In Äckern, die mit wuchsstoffhaltigen Unkrautbekämpfungsmitteln (2,4-D-Mittel) behandelt waren, wurden Köpfchen von *Anthemis arvensis* L. gefunden, die *ringförmige Verwachsungen* der einzelnen Blüten bzw. Blütenteile zeigten.

3. In einigen Fällen waren alle *Strahlenblüten* zu einer geschlossenen Glocke verwachsen. Übergänge bis zu normalen einzelnen Strahlenblüten traten auf. Auch im Innenteil einzelner Köpfchen konnten derartige weiße, ringförmige Gebilde festgestellt werden.

4. Die *Röhrenblüten* verwachsen ebenfalls zu konzentrischen Ringen. Meist standen dabei 6 Ringe ineinander, bestehend von außen nach innen aus je 3 gezackten gelben Kreisen (= verwachsene Blütenblätter), 2 mehr oder weniger verschmolzenen Staubblattkreisen und 2 oberseits gelappten Bändern aus Griffeln. In der Mitte am Grund liegen offen einzelne, aber auch zum Teil verwachsene Samenanlagen.

5. Auch die *Spreublätter* in der Nähe verwachsener Blütenkreise verschmelzen zu vollständigen Kreisen oder Kreisteilen.

Literatur.

Denffer, D. v.: Durch die Behandlung mit 2,3,5-Trijodbenzoesäure hervorgerufene Gamophyllien. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 269 (1951). — Frohberger, E.: Zur Wirkung der 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure auf Gewebe und Stoffwechsel der Pflanzen. „Höfchen-Briefe" für Wissenschaft und Praxis. Veröff. „Bayer"-Pflanzenschutzabtlg. Leverkusen **6**, 236 (1951). — Hanf, M.: Wuchsstoffschädigungen und Mißbildungen bei Anwendung 2,4-dichlorphenoxyessigsäurehaltiger Unkrautbekämpfungsmittel. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz **2**, 145 (1951). — Harder, R., u. A. Oppermann: Einfluß von 2,3,5-Trijodbenzoësäure auf die Blütenbildung und die vegetative Gestaltung von *Kalanchoë Blossfeldiana*. Planta (Berl.) **41**, 1 (1952).— Troll, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928.

Dr. Martin Hanf, Gießen a. d. Lahn, Ederstraße 5 II.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Chronologische Übersichtstabellen zur Geschichte der Chemie von den ältesten Zeiten bis zur Gegenwart

Von **Paul Walden**, Dr. phil., Dr. chem., Dr.-Ing. e. h., Dr. med. h. c., Dr. sc. h. c., Dr. rer. nat. h. c., emer. o. Universitätsprofessor. XI, 118 Seiten. 1952. DM 12.60

Aus den Besprechungen: Es ist kein leichtes Unternehmen, einen die gesamte Kulturgeschichte von den ältesten Zeiten bis zur Gegenwart umfassenden Überblick über die Entwicklung der chemischen Wissenschaft zu geben. Das kann nur einem Manne gelingen, der wie der Verf. dieses ganze ungeheuere Gebiet souverän beherrscht. Wir verdanken Paul Walden schon einige wertvolle chemiegeschichtliche Werke ... Hier hat er nun alles in übersichtlicher Weise auf die kürzeste Formel gebracht. Das wird um so schwieriger, je mehr man sich der Gegenwart nähert. Nur wer sich mit ähnlichen Aufgaben befaßt hat, vermag die große Mühe zu schätzen, die allein die richtige Auswahl aus der sich in der neueren Zeit immer mehr steigernden Fülle und Überfülle wissenschaftlicher Veröffentlichungen zu treffen, erfordert. Dabei sind nicht nur die Büchertitel, sondern auch die einzelnen Abhandlungen nach Zeitschriftennamen und Erscheinungsjahr angegeben.

Das Buch enthält mehr, als der Titel zu verraten scheint: Nicht nur Tabellen! Die ersten drei Perioden (I. Bis Christi Geburt, II. Mittelalter, III. 16. und 17. Jahrhundert) sind in gedrängten Übersichten abgehandelt, und in den drei folgenden Perioden (IV. 18. Jahrhundert, V. 19. Jahrhundert, VI. 20. Jahrhundert) sind den tabellarischen Aufführungen der wichtigsten Veröffentlichungen jeweils zusammenfassende Darstellungen und Rückblicke beigegeben. Dabei bürgt der Name des Verf. dafür, daß der Leser nicht, wie das leider bei einigen neueren derartigen Versuchen der Fall ist, bisweilen in die Irre geführt wird ...

Mit besonderer Anerkennung und Dankbarkeit nehmen wir dieses neuste Geschenk aus der nimmer müden Hand des Nestors der deutschen Chemiker entgegen, der kürzlich in sein neunzigstes Lebensjahr eingetreten ist. „Die Naturwissenschaften"

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Fortschritte der Botanik

Begründet von Fritz von Wettstein. Unter Zusammenarbeit mit mehreren Fachgenossen und mit der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Herausgegeben von **Ernst Gäumann**, Zürich, und **Otto Renner**, München.

Soeben erschien:

Vierzehnter Band: **Bericht über das Jahr 1951**

Mit 75 Abbildungen. IV, 519 Seiten. 1953. DM 59.60

Inhaltsübersicht: **Morphologie:** Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle. Von Professor Dr. L. Geitler, Wien. — Morphologie einschließlich Anatomie. Von Professor Dr. W. Troll und Professor Dr. H. Weber, Mainz. — Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung. Von Professor Dr. O. Jaag, Zürich. — Submikroskopische Morphologie. Von Professor Dr. A. Frey-Wyssling, Zürich. — **Systemlehre und Pflanzengeographie:** Systematik und Stammesgeschichte der Pilze. Von H. Kern, dipl. Naturwiss., Zürich. — Systematik der Spermatophyta*. Von Professor Dr. K. Suessenguth, München. — Paläobotanik. Von Professor Dr. K. Mägdefrau, München. — Systematische und genetische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. F. Firbas, Göttingen. Ökologische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. H. Walter, Stuttgart-Hohenheim. — Ökologie*. Von Professor Dr. Th. Schmucker, Hann.-Münden. — **Physiologie des Stoffwechsels:** Physikalisch-chemische Grundlagen der biologischen Vorgänge. Von Professor Dr. W. Simonis, Hannover. — Zellphysiologie und Protoplasmatik. Von Professor Dr. H.-J. Bogen, Marburg/Lahn. — Wasserumsatz und Stoffbewegungen*. Von Professor Dr. B. Huber, München. — Mineralstoffwechsel*. Von Professor Dr. H. Burström, Lund (Schweden). — Stoffwechsel organischer Verbindungen I. (Photosynthese). Von Professor Dr. A. Pirson, Marburg/Lahn. — Stoffwechsel organischer Verbindungen II. Von Professor Dr. K. Paech, Tübingen. — **Physiologie der Organbildung:** Vererbung. Genetik der Mikroorganismen. Von Professor Dr. H. Marquardt, Freiburg i. Br. Genetik der Samenpflanzen. Von Professor Dr. C. Harte, Köln-Riehl. — Cytogenetik. Von Professor Dr. J. Straub, Köln-Riehl. — Wachstum und Bewegung. Von Professor Dr. H. v. Guttenberg, Rostock. — Entwicklungsphysiologie*. Von Professor Dr. A. Lang, Los Angeles (Calif.). — Viren: Bakteriophagen*. Von Dr. W. Weidel, Tübingen. — Sachverzeichnis.

* Der Beitrag folgt in Band XV.

Früher erschien:

Dreizehnter Band: **Bericht über die Jahre 1949—1950**

Mit 53 Abbildungen. IV, 387 Seiten. 1951. DM 42.—

Inhaltsübersicht: **Morphologie:** Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle. Von Professor Dr. L. Geitler, Wien. — Morphologie einschl. Anatomie. Von Professor Dr. W. Troll und Professor Dr. H. Weber, Mainz. — Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung. Von Professor Dr. O. Jaag, Zürich. — Sublichtmikroskopische Morphologie*. Von Professor Dr. A. Frey-Wyssling, Zürich. — **Systemlehre und Pflanzengeographie:** Systematik und Stammesgeschichte der Pilze. Von H. Kern, dipl. Naturwiss., Zürich. — Systematik der Spermatophyta. Von Professor Dr. J. Mattfeld †, Berlin-Dahlem. — Paläobotanik*. Von Professor Dr. K. Mägdefrau, München. — Systematische und genetische Pflanzengeographie*. Von Professor Dr. F. Firbas, Göttingen. — Ökologische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. H. Walter, Stuttgart-Hohenheim. — Ökologie. Von Professor Dr. Th. Schmucker, Hann.-Münden. — **Physiologie des Stoffwechsels:** Physikalisch-chemische Grundlagen der biologischen Vorgänge*. Von Professor Dr. E. Bünning, Tübingen. — Zellphysiologie und Protoplasmatik. Von Professor Dr. H.-J. Bogen, Marburg/Lahn. — Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Von Professor Dr. B. Huber, München. — Mineralstoffwechsel. — Von Professor Dr. H. Burström, Lund (Schweden). — Stoffwechsel organischer Verbindungen I. (Photosynthese)*. Von Professor Dr. A. Pirson, Marburg/Lahn. — Stoffwechsel organischer Verbindungen II. Von Professor Dr. K. Paech, Tübingen. — **Physiologie der Organbildung:** Vererbung. Von Professor Dr. H. Marquardt, Freiburg/Br. — Cytogenetik*. Von Professor Dr. J. Straub, Köln-Riehl. — Wachstum und Bewegung*. Von Professor Dr. H. v. Guttenberg, Rostock. — Entwicklungsphysiologie*. Von Professor Dr. A. Lang, Pasadena (Calif.). — Viren: Bakteriophagen. Von Dr. W. Weidel, Tübingen. — Sachverzeichnis.

* Der Beitrag folgt in Band XIV.

Springer-Verlag / Berlin · Göttingen · Heidelberg

Diesem Heft liegen zwei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.